











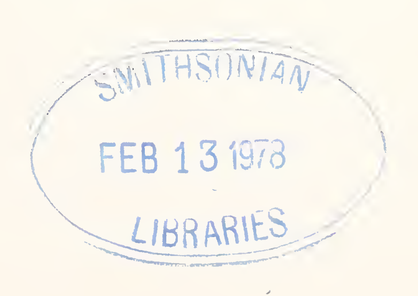
# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · 1977

Mit 190 Abbildungen






VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

---



ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (1—6) 1—384 (1977)

# INHALT

## I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

## II. Bekanntmachung



## III. Buchbesprechungen

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. Band · Heft 1

Februar 1977



VERLAG PAUL PAREY HAMBURG UND BERLIN

# Inhalt



*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferataen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.



*Fortsetzung 3. Umschlagseite*

---



Z. Säugetierkunde 42 (1977) 1, 1—64
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (1), 1—64 (1977)

# Ein syntopes Vorkommen der Wasserspitzmäuse *Neomys fodiens* und *N. anomalus*

Von J. Niethammer

*Zoologisches Institut der Universität Bonn*

*Eingang des Ms. 19. 3. 1976*

Wasserspitzmäuse *(Neomys fodiens)* sind stets an fließende oder stehende Gewässer gebunden. Dagegen ist die mit einem kürzeren Schwanz ohne Schwimmborstensaum und kleineren Hinterfüßen weniger aquatisch spezialisierte Sumpfspitzmaus *(Neomys anomalus)* in Mitteleuropa weniger auf offenes Wasser angewiesen. Eine Übersicht über die ökologischen Beziehungen zwischen den recht ähnlichen Arten gibt Bühler (1964). Danach überschneiden sich die Lebensräume. Ungeklärt ist die Frage, wie weit Übereinstimmung in der Ernährungsweise und damit Nahrungskonkurrenz besteht, und ob der größere *N. fodiens* den kleineren *N. anomalus* verdrängt. Die folgenden Beobachtungen an einem syntopen Vorkommen beider Arten bilden einen Beitrag zu diesem Thema.

## Gebiet und Material

An einem 1—2 m breiten Bach bei 1000 m Höhe in der Ramsau[1] am Südrand des Dachsteinmassivs im Lande Salzburg fing ich vom 17.—21. Juli 1972 längs einer ungefähr 300 m langen Strecke insgesamt 9 *Neomys fodiens* und 12 *N. anomalus* bei einem Aufwand von knapp 200 Fallentagen. Die im Abstand von 4 m an den Bachrändern plazierten Fallen wurden zweimal täglich, um 8 Uhr morgens und um 18 Uhr abends kontrolliert und bachab verlegt, wenn sich nichts mehr fing. Das Wasser war teils von unterwuchsreichem Fichtenwald, teils von Mähwiesen mit sumpfigen Partien begleitet.

## Fangfolge und Populationsanteile

Räumlich verteilten sich die Fänge beider Arten in ähnlicher Weise über das Bachstück. Eine Bevorzugung bestimmter Stücke durch die eine oder andere Art war nicht erkennbar. Mindestens einmal fingen sich nacheinander in derselben Falle beide Arten (Nr. 40 und 45 in Tab. 3).

*Tabelle 1*

**Fangfolge der beiden *Neomys*-Arten im gleichen Lebensraum in der Ramsau**

| | 17. 7. | 18. 7. | | 19. 7. | | 20. 7. | | 21. 7. | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | a | m | a | m | a | m | a | m | a |
| *N fodiens* | 2 | 4 | — | 1 | — | — | — | 1 | 1 |
| *N. anomalus* | 1 | 1 | — | 2 | 1 | 4 | — | 3 | — |

a = Abend-, m = Morgenkontrolle des betreffenden Datums

[1] Für die Möglichkeit, in diesem Gebiet zu sammeln, möchte ich an dieser Stelle meinem Onkel Dr. Ing. Horst Niethammer danken.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 1—6

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Die zeitliche Fangfolge ergibt sich aus Tab. 1. Sie zeigt, daß tagsüber nur 5 der 21 Spitzmäuse zur Strecke kamen und die meisten *N. fodiens* zu Anfang, die *N. anomalus* dagegen später in die Fallen liefen.

Daraus wäre zu folgern, daß der Bach zunächst von *N. fodiens* besetzt und mit dessen Verschwinden durch *N. anomalus* aus benachbarten Sümpfchen eingenommen wurde.

Aktionsraum und Aggressivität von Kleinsäugern hängen oft von Alter und Geschlecht ab. Zwar ist bei *Neomys* hierüber nichts bekannt, doch sei hier trotzdem auf die unterschiedliche Zusammensetzung der Populationen hingewiesen (Tab. 2). 7 der 9 *N. fodiens,* aber nur 3 der 12 *N. anomalus* sind Jungtiere Von *N. fodiens* wurde kein einziges adultes Männchen gefangen, von *anomalus* hingegen deren 5. Dagegen kamen erwachsene Weibchen (je 1 trächtig, 1 säugend, s. auch Tab. 3) beider Arten am selben Bachabschnitt vor.

Der größere Jungenanteil bei *N. fodiens* könnte auf einem höheren Fortpflanzungserfolg im Frühjahr 1972 beruhen oder auch darauf, daß ein suboptimaler Lebensraum mit zunehmender Dichte in günstigeren, bachab gelegenen Lebensräumen bevorzugt von Jungtieren besiedelt wurde.

*Tabelle 2*

**Aufgliederung der *Neomys* aus der Ramsau nach Alter und Geschlecht**

Als juvenil werden ♀ mit nicht erweitertem Uterus und ♂ mit größtem Hodendurchmesser unter 5 mm bezeichnet.

| | | *fodiens* | *anomalus* |
|---|---|---|---|
| adult | ♂ | — | 5 |
| | ♀ | 2 | 4 |
| juvenil | ♂ | 5 | 3 |
| | ♀ | 2 | — |

## Morphologische Unterschiede

Wie Tab. 3 zu entnehmen ist, unterscheiden sich die Serien beider Arten ohne Überschneidung in Hinterfuß- und Schwanzlänge, obwohl die größeren *N. fodiens* überwiegend Jungtiere sind. Dagegen sind die *N. fodiens* nicht viel schwerer als die *N. anomalus.* Nimmt man das Gewicht als Maßstab, sind hier die beiden Konkurrenten also nahezu gleichwertig. Dazu mag der größere Jungenanteil bei *N. fodiens* und die Tatsache beitragen, daß seine Alpenpopulationen etwas leichter als solche aus tieferen Lagen sind (Bauer 1960; Niethammer 1960).

Hinzu kommen Farbunterschiede. Ein Merkmal, das sich im vorliegenden Material wie auch bei 4 *N. fodiens* und 1 *N. anomalus* aus Deutschland als völlig konstant erwies, ist meines Wissens bisher nicht beachtet worden. Es handelt sich um eine bei *N. fodiens* schwarze Fellpartie, die Anus und Urogenitalöffnung einfaßt. Bei *N. anomalus* war dieser Bereich durchgehend wie der übrige Bauch weißlich getönt (Abb. 1). Bei der üblichen Präparationsweise ist der Unterschied am Balg nicht mehr erkennbar. Seine Konstanz sollte daher künftig an frischem Material weiterhin geprüft werden.

Im übrigen ist der Bauch fast aller *Neomys* aus der Ramsau grauweiß. Nur bei 2 *N. fodiens* hat er in der Mitte einen kurzen, schwärzlichen Längsstrich. Beide Arten besitzen überwiegend weiße Postokularflecken (9 von 10 *anomalus,* 7 von 8 *fodiens*). Postaurikularflecken fehlten bei allen 10 daraufhin angesehenen *N. anomalus* und waren nur bei 2 von 8 *fodiens* vorhanden.

Zur Zitzenzahl verdanken wir Bauer (1960) neuere Angaben. Sie sei recht

*Tabelle 3*

**Maße (in mm) und Gewichte (in g) der in der Ramsau 1972 gefangenen *Neomys***

Neben dem Datum ist a (abends) oder m (morgens in der Falle vorgefunden) vermerkt. Die Zahl hinter ♂ ist der größte Hodendurchmesser in mm

| Nr. | Fangzeit | Geschlecht | K + R | Schw | HF | Gew |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *N. anomalus* | | | | |
| 6 | 17. 7. a | ♂ 6,5 | 78 | 49 | 15,5 | 14 |
| 12 | 18. 7. m | ♂ 6 | 72 | 44 | 15 | 11,5 |
| 22 | 19. 7. m | ♂ 4 | 71 | 51 | 16 | 11,5 |
| 23 | 19. 7. m | ♀ 12 Embryonen | 82 | 52 | 16 | 18 |
| 26 | 19. 7 a | ♀ Uterus vergrößert | 76 | 46 | 15,5 | 12 |
| 30 | 20. 7. m | ♀ stark säugend | 80 | 50 | 15,5 | 18 |
| 31 | 20. 7. m | ♂ 4 | 75 | 48 | 15 | 11 |
| 32 | 20. 7. m | ♀ Uterus vergrößert | 72 | 47 | 15 | 10 |
| 33 | 20. 7. m | ♂ 3 | 78 | 48 | 15 | 10,5 |
| 40 | 21. 7. m | ♂ 7 | 81 | 48 | 16 | 12,5 |
| 41 | 21. 7. m | ♂ 6 | 66 | 46 | 15 | 8,4 |
| 42 | 21. 7. m | ♂ 6 | 68 | 45 | 15 | 8,2 |
| | | *N. fodiens* | | | | |
| 7 | 17. 7. a | ♂ 3 | 78 | 62 | 17,5 | 15 |
| 8 | 17. 7. a | ♀ Uterus klein | 76 | 66 | 18,5 | 15 |
| 13 | 18. 7. m | ♀ 7 Embryonen | 88 | 66 | 19 | 21 |
| 14 | 18. 7. m | ♀ säugend | 88 | 62 | 19 | 21 |
| 15 | 18. 7. m | ♀ Uterus klein | 76 | 69 | 18,5 | 10,5 |
| 16 | 18. 7. m | ♂ 3 | 79 | 63 | 18 | 13 |
| 24 | 19. 7. m | ♂ 3 | 80 | 63 | 18,5 | 12,5 |
| 39 | 21. 7. m | ♂ 4,5 | 80 | 65 | 18 | 10,5 |
| 45 | 21.7. a | ♂ 3 | 77 | 66 | 20 | 14,2 |

K+R = Kopfrumpflänge; Schw = Schwanzlänge; HF = Hinterfußlänge

variabel, häufig seien einzelne Zitzen funktionslos, *N. anomalus* besitze gewöhnlich im Gegensatz zu *N. fodiens* zusätzlich ein (fast) pectorales Paar.

In der Ramsau stellte ich bei 3 *N. anomalus* je 6 Paare in der Anordnung der Abb. 2 fest, bei 2 *N. fodiens* je 5 Paare mit gleicher Lage beider Reihen. In allen Fällen lag die cranialste Zitze unmittelbar hinter der Thoraxgrenze bzw. dem

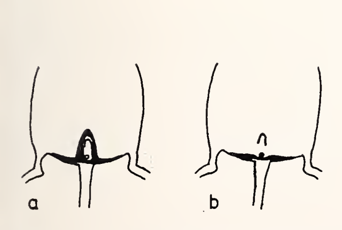



*Abb. 1.* Ausdehnung schwarzen Fells im hinteren Bauchbereich bei *Neomys fodiens* (a) und *N. anomalus* (b)

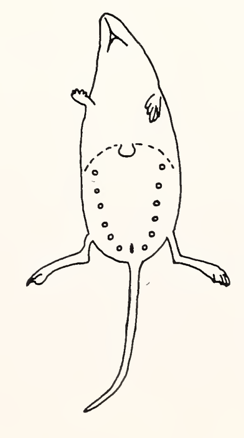


*Abb. 2.* Anordnung der Zitzen bei *Neomys anomalus* in der Ramsau am Dachstein. Cranial enden die Zitzenreihen bei den hier untersuchten *Neomys* (4 *anomalus*, 3 *fodiens*) an der Grenze des Brustkorbes (Strichellinie) und hinter dem Xiphisternum

Xiphisternum, die caudalste neben dem Anus. Die Abstände der Zitzen zueinander nehmen von caudal nach cranial zu; sie betrugen bei einem *N. anomalus* 4; 4; 5; 6,5 und 6,5 mm, der Abstand von der cranialsten Zitze zum hinteren Achselrand nochmals 21 mm. Ein pectorales Zitzenpaar läßt sich hier nicht abgrenzen.

Ein ♀ von *N. fodiens* aus der Südrhön hatte links 5, rechts 6 Zitzen, ein *anomalus*-♀ vom gleichen Ort links 6, rechts 5 in der schon beschriebenen Anordnung. In allen Fällen waren alle erkannten Zitzen etwa gleich groß und wohl funktionsfähig.

Damit bestätigt sich die Tendenz einer etwas höheren Zitzenzahl bei *anomalus* und ihrer Variabilität innerhalb beider Arten. Dagegen läßt das vorliegende Material keinen Artunterschied in der cranialen Ausdehnung der Zitzen erkennen.

Den für Soriciden hohen Zitzenzahlen entspricht eine bedeutende Wurfstärke, auf die zuletzt Reichstein (1969) und Krapp (1974) hingewiesen haben. In Rekordnähe steht auch das *anomalus*-♀ aus der Ramsau mit 12 Embryonen. Bei dem Tier aus dem Spessart fand ich 6 Embryonen und 2 in Resorption befindliche, bei einem *N. fodiens* aus dem Spessart 7 Embryonen.

## Nahrung

Herr cand. rer. nat. B. Röser, Bonn, war so freundlich, eine Analyse der Mageninhalte zu versuchen. Das Ergebnis ist in Tab. 4 zusammengefaßt. Obwohl die Identifikation der fein zerkauten Arthropodenreste große Schwierigkeiten bereitet und deshalb nur ein Teil der Beutetiere bestimmt werden konnte, läßt sich ein wichtiges Ergebnis ablesen: In der Ramsau enthielten die Mägen beider Arten ganz überwiegend wasserlebende Insektenlarven und nur wenige terrestrische Imagines. Jedenfalls hatten die *N. anomalus* nicht weniger aquatische Formen gefressen als die *N. fodiens*. Als wichtigste Unterschiede fallen auf: 6 von 9 *fodiens* hatten Ephemeriden (soweit identifiziert, waren es Baetiden) verzehrt, *N. anomalus* keine. Außerdem überwiegen Simuliidenlarven bei *fodiens*, wogegen sich Psychodidenlarven nur bei *anomalus* und hier bei 6 von 9 Tieren, fanden.

Am leichtesten kann der Unterschied in den Simuliiden-Anteilen gedeutet werden: Die Larven der Kriebelmücken sitzen an stark strömenden Stellen unter Steinen und sind damit vielleicht den schlechter schwimmenden *N. anomalus* schwerer zugänglich. Die Baetiden sind ebenfalls am Gewässergrund lebende, rundliche Formen. Über die Lebensweise der Psychodidenlarven erhielt ich keine Auskunft. Die Nemouridenlarven müssen nicht unbedingt im Wasser erbeutet worden sein. Herr Roeser beobachtete Angehörige allerdings einer anderen Gattung, die häufig auf feuchten Steinen im Bach oberhalb der Wasserlinie saßen. So könnte sich ein besseres Schwimmvermögen bei *Neomys fodiens* in einem etwas abweichenden Nahrungsspektrum äußern.

Bei Brückenau in der Südrhön fing Herr Chr. Schramm in einem damals ziemlich trockenen Schilfstück das schon mehrfach erwähnte *anomalus*-♀, während ich an einem etwa 200 m entfernten Bach die 4 *N. fodiens* erbeutete. Der Mageninhalt des *N. anomalus* wich hier von der Nahrung aller am Bach gesammelten *Neomys* deutlich ab und bestand ausschließlich aus etwa 2 mm dicken Stücken von vielleicht 3 Oligochaeten mit Paaren von etwa 0,4 mm langen Borsten.

Zumindest 7 der Trichopterenlarven sind wahrscheinlich Sericostomatiden, die meist in Köchern aus Sandkörnchen sitzen. Die Spitzmäuse müssen die Larven aus ihren Röhren herausgezogen haben, denn Köcherreste waren in den Mägen nie zu finden.

*Tabelle 4*

**Mageninhalte von *Neomys fodiens (N. f.)* und *N. anomalus (N. a.)* vom gleichen Bachabschnitt in der Ramsau sowie westlich Brückenau in der Südrhön von verschiedenen Biotopen: *fodiens* vom Bachrand, *anomalus* aus einem kleinen Sumpf, 28. 7. 1975**

Angegeben ist die Anzahl von Individuen der betreffenden Nahrungsart und in () dahinter die Anzahl der Mägen der betreffenden Reihe, in der sie vorkam

| | Ramsau | | Südrhön | |
|---|---|---|---|---|
| | *N. f.* | *N. a.* | *N. f.* | *N. a.* |
| Anzahl von Mägen mit identifizierten Resten | 9 | 9 | 4 | 1 |
| *Larven* von | | | | |
| Plecoptera (Nemouridae) | 16 (5) | 23 (3) | 1 (1) | — |
| Ephemeroptera | 9 (6) | — | 1 (1) | — |
| Diptera (Simuliidae) | 49 (7) | 9 (3) | — | — |
| (Psychodidae) | — | 7 (6) | — | — |
| (Chironomidae) | 3 (3) | 3 (2) | — | — |
| (Limoniidae) | 3 (2) | — | — | — |
| Trichoptera | 6 (3) | 4 (3) | — | — |
| *Imagines* von | | | | |
| Plecoptera | 1 (1) | — | — | — |
| Diptera (Chironomidae) | 1 (1) | — | — | — |
| (Familie ?) | 4 (4) | 2 (2) | — | — |
| Trichoptera | — | 2 (2) | — | — |
| Coleoptera | — | — | 1 (1) | — |
| unbestimmt | 2 (2) | — | 3 (2) | — |
| Oligochaeten | — | — | — | 3 ? |

Soweit genauer identifiziert, sind die Ephemeroptera-Larven Baetiden der Gattung *Baetis* (4x), die Trichoptera-Larven Sericostomatidae (7x). Die Nemouridae können den Gattungen *Nemoura* oder *Protonemura* angehören.

## Diskussion

Ein syntopes Vorkommen von *Neomys fodiens* und *N. anomalus,* wie es in der Ramsau vorlag, gehört zu den Ausnahmen. Am gleichen Bachabschnitt kamen hier beide Arten in ähnlicher Häufigkeit vor. Wegen seiner geringen Breite mag das Gewässer nicht mehr optimal für *N. fodiens* sein, immerhin kamen an ihm fortpflanzungsfähige ♀ beider Arten vor. Bei *N. fodiens* überwogen aber juvenile, bei *N. anomalus* adulte Tiere. Die Wasserspitzmäuse wurden mehr zu Anfang, die Sumpfspitzmäuse später in der kurzen Fangperiode erbeutet. Das spricht für die sekundäre Zuwanderung von Sumpfspitzmäusen aus der Nachbarschaft. Der Kontrast in der Körpergröße zwischen beiden Arten war durch die unterschiedliche Populationsstruktur und gegenüber dem Tiefland durch die verringerte Größe der alpinen Wasserspitzmäuse abgeschwächt. Das mag es der kleineren Sumpfspitzmaus erleichtern, sich gegenüber *N. fodiens* zu behaupten. Im übrigen sind beide Arten in der Ramsau schon äußerlich leicht unterscheidbar. In drei Merkmalen (Hinterfußlänge, Schwanzlänge, Fellzeichnung in der Analgegend) sind beide Serien ohne Überschneidung getrennt. Der Speisezettel beider Arten enthält, in der Ramsau ganz überwiegend wasserlebende Insektenlarven. Zweifellos sind beide Arten Nahrungskonkurrenten, und sicherlich vermag *N. fodiens* dank besserem Schwimmvermögen die Bachfauna gründlicher auszubeuten. Ein Hinweis hierfür ist der unterschiedliche Anteil von Simuliiden in der Nahrung.

Möglicherweise war die Häufigkeit von *N. anomalus* in der Ramsau auch der Seltenheit anderer Spitzmäuse zu verdanken. Ich fing keine einzige *Sorex*-Art, obwohl an Bachrändern gewöhnlich *Sorex araneus* häufig und *S. alpinus* vielfach verbreitet ist.

## Zusammenfassung

Ein syntopes Vorkommen von *Neomys fodiens* und *N. anomalus* in den österreichischen Alpen wird beschrieben. Am selben Bachabschnitt kamen von *N. fodiens* überwiegend Jungtiere, von *N. anomalus* vor allem Adulte vor. Von beiden Arten fanden sich hier je ein gravides und ein säugendes ♀. Ein zusätzlicher Farbunterschied zwischen beiden Arten (Abb. 1) wird angegeben, Zahl und Anordnung der Zitzen besprochen. Analysen der Mageninhalte lassen keine auffallende Bevorzugung terrestrischer Insekten durch *N. anomalus* im Vergleich zu *N. fodiens* erkennen.


## Summary

*On syntopic occurrence of the water shrews Neomys fodiens and N. anomalus*

A case of syntopic occurrence of *Neomys fodiens* and *N. anomalus* in the Austrian Alps is described. Along the same part of a brook *N. fodiens* was mainly represented by juvenile, *N. anomalus* mainly by adult specimens, both species by one pregnant and one lactating female. An additional difference of skin colour is pictured (Abb. 1), number and arrangement of the teats are discussed. An analysis of stomach contents does nots establish a preference for derrestrial insects by *N. anomalus* compared with *N. fodiens.*


## Literatur


Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. Zool. Beitr. **11**, 141—344.

Bühler, P. (1964): Zur Verbreitung und Ökologie der Sumpfspitzmaus (*Neomys anomalus milleri* Mottaz) in Württemberg. Veröff. Landesstelle f. Naturschutz u. Landschaftpflege Baden-Württemberg **32**, 64—70.

Krapp, F. (1974): Hohe Embryonenzahl auch bei *Neomys anomalus milleri* (Mottaz, 1907). Z. Säugetierkunde **39**, 201—203.

Niethammer, J. (1960): Über die Säugetiere der Niederen Tauern. Mitt. Zool. Mus. Berlin **36**, 407—443.

Reichstein, H. (1969): Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) mit hoher Embryonenzahl. Z. Säugetierkunde **34**, 226—228.



*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. Jochen Niethammer, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

# Fledermäuse aus Schleiereulen-Gewöllen von der Insel Kreta

Von H. Pieper

*Eingang des Ms. 13. 2. 1976*

Auf vier Reisen (1973—1975) hatte ich Gelegenheit, umfangreiches Gewöllmaterial von *Tyto alba* zu sammeln. Erste Ergebnisse finden sich in der Arbeit von Pieper (1976).

Pohle (in Zimmermann 1953) konnte für die Insel 6 Chiropteren-Arten nennen und vermutete, daß sich diese Zahl in der Zukunft etwa verdoppeln werde. Kahmann (1959), Kahmann und Çaglar (1960) sowie Martens (1967) brachten diese erwarteten Ergänzungen, so daß nach dem bisherigen Kenntnisstand die kretische Fledermausfauna aus folgenden 11 Arten bestand:

| | |
|---|---|
| Vespertilionidae: | *Eptesicus serotinus* |
| | *Miniopterus schreibersi* |
| | *Myotis blythi* |
| | *M. capaccinii* |
| | *Pipistrellus kuhli* |
| | *P. pipistrellus* |
| | *Plecotus austriacus* |
| Molossidae: | *Tadarida teniotis* |
| Rhinolophidae: | *Rhinolophus blasii* |
| | *Rh. ferrumequinum* |
| | *Rh. hipposideros* |

Fledermäuse als Eulenbeute auf Kreta wurden bis jetzt nur zweimal erwähnt: Pohle (l. c.) nennt einen *Myotis blythi* (als oxygnathus) von *Tyto alba;* Uttendörfer (1952) gibt unter Bezug auf das gleiche Material 4 Exemplare an. Dathe (1966) schrieb über Fledermausjagd bei der Zwergohreule *(Otus scops).* Leider waren in diesem Falle keine Einzelheiten zu ermitteln (Dathe in litt.). Die Schleiereule wurde von Seer (1942) auf der Insel entdeckt[1]. Behnke und Wettstein (in G. Niethammer 1943) erbrachten den ersten Brutnachweis in Gortys, von wo auch der von Pohle erwähnte Gewöllschädel stammt. In seinem ökologischen Überblick über die Avifauna Kretas reihte Wettstein (1943) *Tyto* unter die Vögel der Kulturebenen ein. Weitere Angaben zur Verbreitung finden sich bei Stresemann (1943, 1956), G. Niethammer (1943, 1966), Makatsch (1958), Altner und Reger (1959), Knecht (1970) und Cheylan (1973).

Alle Beobachtungen stammen aus niedrigen Lagen, eine Feststellung von der Omalos-Hochebene (1040 m über NN) durch Stubbe (in G. Niethammer 1943) ist unsicher und wäre, auch unter Einbeziehung meiner neuen Daten, der am höchsten gelegene Fundort der Schleiereule auf Kreta.

In Mitteleuropa ist *Tyto alba* weitgehend synanthrop und Gebäudebrüter, doch hat bereits Peus (1954) darauf hingewiesen, daß Höhlen die ursprünglichen Wohn- und Brutplätze sind. Daß dies in Griechenland noch weit stärker zu beobachten ist als beispielsweise in Korsika (Kahmann und Brotzler 1956), geht aus den Arbeiten

[1] Eine frühere Beobachtung stammt von G. Cecconi 1895 (Bull. Soc. Ent. Ital. 27, 169—222)

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 7—12

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

von J. NIETHAMMER (1962, 1971, 1974) hervor. Außer an der „klassischen" Lokalität Gortys (bzw. Ag. Titos) habe ich alle meine Gewölle in oder vor Höhlen sowie unter Felsspalten gesammelt. Eine Übersicht der von mir gefundenen Fledermäuse geben die nachfolgenden Tabellen (s. auch Karte):

*Tabelle 1*

**Prozentuale Häufigkeit**

| | Kleinsäuger | Chiroptera | % |
|---|---|---|---|
| Ag. Pnevma | 4 717 | 8 | 0,2 |
| Topolia | 2 305 | 70 | 3,0 |
| Skotino | 1 852 | 7 | 0,4 |
| Ano Viannos | 1 236 | 30 | 2,4 |
| Sarchos | 944 | 28 | 3,0 |
| Kato Metochi | 649 | | |
| Platania | 416 | 3 | 0,7 |
| Aloni | 412 | 5 | 1,2 |
| Paläochora | 128 | | |
| Strovles | 94 | | |
| Ag. Titos | 33 | | |
| Axos | 29 | | |
| Melidoni | 13 | | |
| Almiros | 13 | | |
| Milatos | 1 | | |
| | 12 842 | 151 | 1,2 |

Höhere Anteile (über 2 %) von Chiropteren ergaben sich nur in drei Proben. Hierbei handelte es sich um Gewöllmaterial, das in (Topolia) oder vor (Ano Viannos, Sarchos) größeren Höhlen aufgelesen wurde. Daß nicht alle Höhlen viele Fledermäuse liefern, ist verständlich (s. Skotino); Gewölle aus Halbhöhlen (Ag. Pnevma) und größeren Felsspalten (Aloni) erbrachten weniger Chiropteren. Felsspalten geringerer Ausdehnung hatten in den dort gesammelten Gewöllen entweder

*Tabelle 2*

**Artenverteilung**

| | AP | T | SK | AV | SA | P | AL | Summe | % |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Eptesicus serotinus* | 2 | 2 | 1 | | | | | 5 | 3,3 |
| *Miniopterus schreibersi* | | 10 | | | 1 | | | 11 | 7,3 |
| *Myotis blythi* | 5 | 21 | 5 | 25 | 5 | 3 | 5 | 69 | 45,7 |
| *M. emarginatus* | | 6 | 1 | | 2 | | | 9 | 6,0 |
| *Pipistrellus kuhli* | | 4 | | | 3 | | | 7 | 4,6 |
| *P. savii* | | | | 1 | 5 | | | 6 | 4,0 |
| *Plecotus sp.* | | 12 | | | | | | 12 | 7,9 |
| *Tadarida teniotis* | | 1 | | 2 | 1 | | | 4 | 2,6 |
| *Rhinolophus blasii* | | | | 2 | | | | 2 | 1,3 |
| *Rh. ferrumequinum* | 1 | 14 | | | 10 | | | 25 | 16,6 |
| *Rh. hipposideros* | | | | | 1 | | | 1 | 0,7 |
| | 8 | 70 | 7 | 30 | 28 | 3 | 5 | 151 | 100,0 |

AP = Ag. Pnevma; T = Topolia; SK = Skotino; AV = Ano Viannos; SA = Sarchos; P = Platania; AL = Aloni

ebenfalls niedrige Fledermaus-Anteile (Platania) oder das Resultat war gänzlich negativ wie zum Beispiel bei Kato Metochi. In Topolia besteht die Möglichkeit, daß nicht alle Fledermaus-Reste aus *Tyto*gewöllen stammen, sondern zum Teil auch von herabgefallenen Tieren (vgl. J. Niethammer 1962).

*Pipistrellus pipistrellus* und *Myotis capaccinii,* die bislang beide nur von je einer Lokalität auf Kreta bekannt sind (Kahmann 1959; Kahmann und Çaglar 1960) wurden nicht gefunden. *Myotis emarginatus* und *Pipistrellus savii* konnte ich neu nachweisen. Das Vorkommen war durchaus zu erwarten, da beide Arten auch auf dem östlich benachbarten Karpathos festgestellt sind (v. Helversen und Pieper unveröff.). Sonstige Angaben aus dem Bereich der S-Ägäis (Inseln südlich des 38. Breitengrades) stammen für *M. emarginatus* von Ikaria (van Laar und Daan 1964) und für *P. savii* von Amorgos (Wettstein 1933; Bauer 1956 und in litt.). Zweifellos ist diese geringe Anzahl von Fundpunkten nicht auf Seltenheit der genannten Fledermäuse zurückzuführen, sondern auf die mangelhafte Erforschung des Gebietes in säugetierkundlicher Hinsicht.

Das Gewöllmaterial von *Plecotus* muß etwas ausführlicher besprochen werden. Im März 1965 machte ich den ersten Fund von *Pl. austriacus* in der Höhle Ag. Sofia bei Topolia (s. Martens 1967). Weitere Nachweise sind seitdem von Kreta nicht bekanntgeworden. In den vorliegenden Gewöllen war die Gattung in recht beträchtlicher Individuenzahl vertreten, jedoch nur in Topolia.

Alle aus Griechenland publizierten *Plecotus*-Funde beziehen sich entweder auf *austriacus* (J. Niethammer 1962; Martens 1967; Felten und Storch 1970; Kock 1974) oder sind in ihrer Deutung fraglich (z. B. Winge 1882; Douglass 1892; auch eine Beobachtung von v. Helversen und Martens [in litt.] auf der Chalkidike im Jahre 1968). Jedenfalls war *auritus* aus der Liste der Säugetiere Griechenlands von Ondrias (1965) bis auf weiteres zu streichen, worauf ich bereits früher hingewiesen habe (Pieper 1966). Ein Vorkommen in Griechenland schien, auch nach der Verbreitungskarte bei Hanak (1966), kaum in Frage zu kommen; die nächsten bekannten Fundorte von *auritus* auf der Balkan-Halbinsel liegen in S-Bulgarien (Beron 1964).

Über die beiden europäischen *Plecotus*-Arten, vor allem über ihre Verbreitung und Unterscheidung, ist in den vergangenen 15 Jahren viel geschrieben worden. Doch betont Kock (1974) zu Recht, daß unsere Vorstellungen über die Systematik von *austriacus* noch durchaus weiterer Ergänzungen bedürfen. Wie sich u. a. aus seiner und der Arbeit von Felten und Storch (1970) ergibt, leben im Mittelmeer-Gebiet kleinwüchsige Populationen von *austriacus,* in Mittelspanien recht großwüchsige *auritus* sympatrisch mit ebenfalls großen *austriacus,* so daß eine Unterscheidung mit Hilfe der CB-Länge und der Größe der Bullae in Südeuropa weit weniger gut möglich ist als in Mitteleuropa.

Die angedeuteten Größenverschiebungen machen es wünschenswert, zur Trennung der beiden Arten in Gewöllen Merkmale aufzufinden, die größenunabhängig sind. Einen bemerkenswerten Beitrag hierzu hat Rabeder (1974) geliefert, der den Bau der Zähne vergleichend, mit zahlreichen Abbildungen und unter Einbeziehung der fossilen Arten dargestellt hat. Wie ich jedoch feststellte, unterliegen die von Rabeder beispielsweise an M $\frac{3}{3}$ aufgezeigten Unterschiede wie die Körpergröße geographischer Variabilität, so daß seine anhand Materials aus Österreich angefertigten Abbildungen bei den Tieren von Kreta keine sichere Bestimmung erlauben. Da die Schädel in den Gewöllen aus Topolia nur sehr bruchstückhaft erhalten sind und außerdem gegenüber den Mandibeln zahlenmäßig sehr zurücktreten, habe ich mich bei der Beurteilung fast ausschließlich auf diese beschränken müssen. Einige Mandibeln stammen von Jungtieren und konnten nicht bis zur Art bestimmt werden; daher habe ich in Tabelle 2 nur *Plecotus* sp. angeführt.

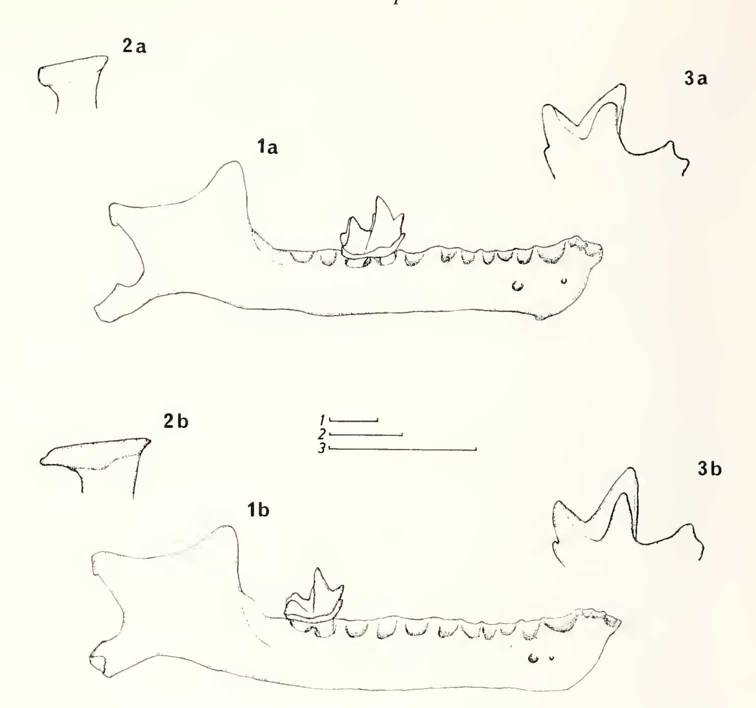
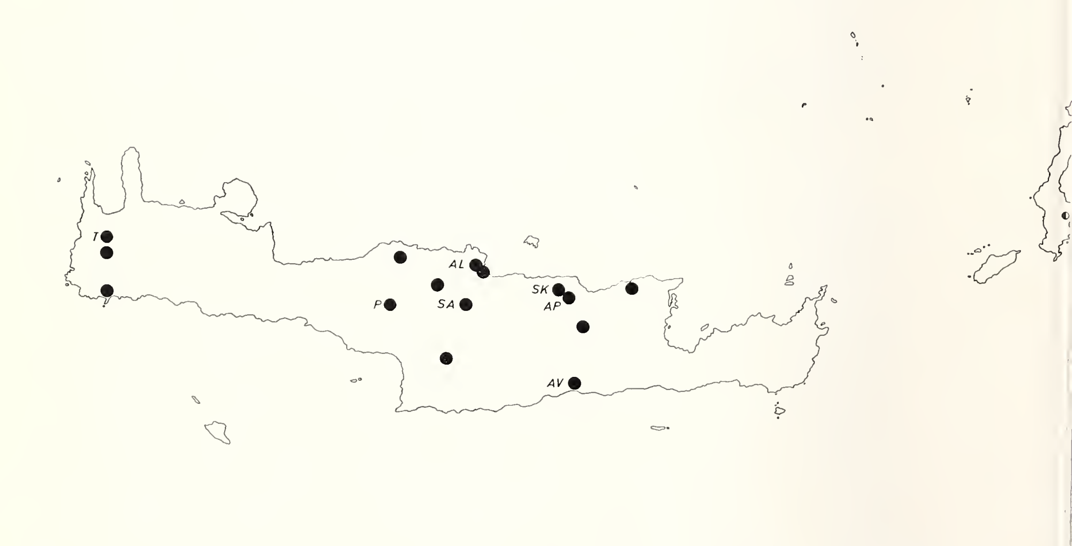



*Abb. 1a.* Rechte Mandibel von *Plecotus austriacus* in Labialansicht — *Abb. 1b* Id. *Pl. auritus* — *Abb. 2a.* Cond. mandibularis von *Plecotus austriacus* in Rückansicht — *Abb. 2b.* Id. *Pl. auritus* — *Abb. 3a.* M3 von *Plecotus austriacus* in Lingualansicht — *Abb. 3b.* Id. *Pl. auritus.* (Alle Exemplare von Topolia/Kreta; die Maßstäbe 1—3 entsprechen jeweils 1 mm)




Sammelplätze von *Tyto alba*-Gewöllen auf Kreta (Erklärung der Buchstaben in Tab. 1)
Fundorte von ◐ *Myotis emarginatus* und ◑ *Pipistrellus savii* auf Karpathos

Bereits beim Auslesen war ein Paar Mandibeln durch plumperen Bau ausgefallen. Bei ihnen ist jeweils nur der $M_3$ erhalten, was die Untersuchung naturgemäß etwas erschwert hat. Abgesehen von der bedeutenderen Größe unterscheiden sich diese beiden Mandibeln von allen anderen weiterhin durch abweichende Form des Proc. coronoideus, längeren Cond. mandibularis, Stellung des For. mandibulare und den Bau des $M_3$. Möglicherweise ist auch die Form des Proc. angularis bei den kretischen *Plecotus* diagnostisch zu verwerten. In Abb. 1—3 sind die genannten Merkmale dargestellt.

Hieraus ziehe ich nach Vergleich mit *Plecotus*-Material aus anderen Teilen Europas den Schluß, daß beide Arten, neben dem häufigeren *austriacus* auch *auritus*, vorliegen. Damit wäre auch der Nachweis eines sympatrischen Vorkommens von kleinwüchsigen *austriacus* mit großen *auritus* erbracht. Allerdings wäre weiteres Material sehr erwünscht, vor allem natürlich Lebendfunde, um Näheres über die Ökologie von *auritus* zu erfahren, der bisher in Südeuropa als ausgesprochener Gebirgsbewohner galt.

Auf Kreta sind nunmehr 14 Fledermaus-Arten nachgewiesen, und es erhebt sich die Frage, ob die Chiropteren-Fauna jetzt vollständig erfaßt ist. Die einzige weitere Art, die von einer südägäischen Insel bekannt ist, *Myotis myotis* (Kos, Pieper unveröff.), fehlt auf Kreta sicher; denn gerade die großen *Myotis*-Arten werden häufig von *Tyto alba* gefangen. Möglicherweise kann in Zukunft eine vierte *Rhinolophus*-Art oder aber *Nyctalus noctula* auf Kreta aufgefunden werden. Erstnachweise für Griechenland kommen am ehesten in den Waldgebirgen der nördlichen Landesteile in Betracht.

## Danksagung

Allen denen, die mir beim Materialsammeln auf Kreta geholfen haben, danke ich ebenso herzlich wie den Herren Dr. H. J. Baagøe, København, Dr. K. Bauer, Wien, Prof. Dr. H. Dathe, Berlin, Prof. Dr. H. Kahmann, München, Dr. G. Rabeder, Wien, für briefliche Auskünfte sowie Dr. O. von Helversen, Freiburg, Dr. D. Kock, Frankfurt/M., Prof. Dr. J. Martens, Mainz, und Dr. G. Storch, Frankfurt/M., für die Bereitstellung von Vergleichsstücken.

## Zusammenfassung

In Gewöllen von *Tyto alba* wurden unter 12 842 Kleinsäugern Reste von 151 Fledermäusen in 12 Arten gefunden, wovon 3 neu für Kreta sind: *Myotis emarginatus*, *Pipistrellus savii* und *Plecotus auritus* (Erstnachweis für Griechenland).

## Summary

*Bats in barn owl pellets from Crete*

151 bats in 12 species were represented among 12 842 small mammals. *Myotis emarginatus*, *Pipistrellus savii* and *Plecotus auritus* (first record in Greece) are new for the island.

## Literatur

Altner, H.; Reger, K. (1959): Ornithologische Frühjahrsbeobachtungen auf Kreta. Anz. Orn. Ges. Bayern **5**, 224—234.

Bauer, K. (1956): Zur Kenntnis der Fledermausfauna Spaniens. Bonner zool. Beitr. **7**, 296—320.

Beron, P. (1964): Über das Vorhandensein von zwei Arten langohriger Fledermäuse (Gattung *Plecotus*) in Bulgarien. Bull. Inst. Zool. Mus. Acad. Bulg. Sci. **16**, 29—33.

Cheylan, G. (1973): Voyage ornithologique en Crète. L'Oiseau et R. F. O. **43**, 330—339.

Dathe, H. (1966): Steinkauz, *Athene noctua*, Brutvogel auf Kreta. Beitr. Vogelk. **12**, 116.

Douglass, G. N. (1892): Zur Fauna Santorins. Zool. Anz. **15**, 453—455.

Felten, H.; Storch, G. (1970): Kleinsäuger von den italienischen Mittelmeer-Inseln Pantelleria und Lampedusa (Mammalia). Senck. biol. **51**, 159—173.

HANAK, V. (1966): Zur Systematik und Verbreitung der Gattung *Plecotus,* Geoffroy, 1818 (Mammalia, Chiroptera). Lynx **6**, 57—66.
KAHMANN, H. (1959): Beitrag zur Kenntnis der Fledermausfauna auf der Insel Kreta. Säugetierk. Mitt. **7**, 153—157.
KAHMANN, H.; BROTZLER, A. (1956): Die Ernährung der Schleiereule *(Tyto alba)* und das Bild der Verbreitung kleiner Säugetiere auf der Insel Korsika. Biol. Zentralbl. **75**, 67—83.
KAHMANN, H.; ÇAGLAR, M. (1960): Beiträge zur Säugetierkunde der Türkei. I. Fledermäuse aus der Landschaft Hatay (Eine vorläufige Mitteilung). Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul **25** (B), 1—21.
KNECHT, S. (1970): Ornithologische Streifzüge auf Kreta im Jahre 1965. Egretta **13**, 5—27.
KOCK, D. (1974): Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Ägäis (Mammalia). Senck. biol. **55**, 1—19.
LAAR, V. VAN; DAAN, S. (1964): On some Chiroptera from Greece. Beaufortia **10**, 158—166.
MAKATSCH, W. (1958): Beobachtungen an einem Brutplatz des Eleonorenfalken. Vogelwelt **79**, 40—47.
MARTENS, J. (1967): *Plecotus austriacus* (Fischer) auf Kreta; mit Bemerkungen zu weiteren Arten (Mammalia, Chiroptera). Bonner zool. Beitr. **18**, 253—257.
NIETHAMMER, G. (1943): Über die Vogelwelt Kretas. Ann. Naturhist. Mus. Wien **53**, 5—50.
— (1966): Zur Vogelwelt Kretas nach Winterbeobachtungen. Anz. Orn. Ges. Bayern **7** (Sonderheft), 726—732.
NIETHAMMER, J. (1962): Die Säugetiere von Korfu. Bonner zool. Beitr. **13**, 1—49.
— (1971): Kleinsäuger von Kithira, Griechenland. Säugetierk. Mitt. **19**, 363—365.
— (1974): Zur Verbreitung und Taxonomie griechischer Säugetiere. Bonner zool. Beitr. **25**, 28—55.
ONDRIAS, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. Säugetierk. Mitt. **13**, 109—127.
PEUS, F. (1954): Zur Kenntnis der Brutvögel Griechenlands. Bonner zool. Beitr. **5** (Sonderband), 1—50.
PIEPER, H. (1966): Über einige bemerkenswerte Kleinsäugerfunde auf den Inseln Rhodos und Kos. Acta biol. hellen. **1**, 21—28.
— (1976): Zur Verbreitung einiger Kleinsäuger auf Kreta. Z. Säugetierkunde **41**, 274—277.
RABEDER, G. (1974): *Plecotus* und *Barbastella* (Chiroptera) im Pleistozän von Österreich. Naturk. Jahrb. Stadt Linz 1973 (1974), 159—184.
SEER (1942): Ornithologische Notizen aus Kreta. Orn. Monatsber. **50**, 173—174.
STRESEMANN, E. (1943): Überblick über die Vögel Kretas und den Vogelzug in der Aegaeis. J. Orn. **91**, 448—514.
— (1956): Bausteine zu einer Ornithologie von Kreta. J. Orn. **97**, 44—72.
UTTENDÖRFER, O. (1952): Neue Ergebnisse über die Ernährung der Greifvögel und Eulen. Stuttgart.
WETTSTEIN, O. VON (1933): Beiträge zur Säugetierkunde Europas III. Z. Säugetierkunde **8**, 113—122.
— (1943): Beitrag zur Ökologie der Vögel Kretas. Ann. Naturhist. Mus. Wien **53**, 51—59.
WINGE, H. (1882): Om graeske pattedyr, samlede af L. MÜNTER, med bemaerkninger om familierne Soricidae, Mustelidae, Muridae og Myoxidae. Vidensk. Medd. naturh. For. Kjøbenhavn 1881 (1882), 7—59.
ZIMMERMANN, K., et al. (1953): Die Wildsäuger von Kreta. Z. Säugetierkunde **17**, 1—72.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HARALD PIEPER, Geol.-Paläont. Institut und Museum, Olshausenstraße 40—60, D-2300 Kiel

# Mittelalterliche Hunde aus den Niederlanden[1]

Von LOUISE H. VAN WIJNGAARDEN-BAKKER und G. F. IJZEREFF

*Albert Egges van Giffen Instituut voor Prae- en Protohistorie Universiteit van Amsterdam*

*Eingang des Ms. 29. 9. 1975*

In den vergangenen Jahren erreichten die Abteilung für Archäozoologie des Albert-Egges-van-Giffen-Instituts für Prä- und Protohistorie (I. P. P.) eine Reihe von mittelalterlichen Hundeschädeln, in einigen Fällen mit dazugehörigem Unterkiefer, sowie einzelne Unterkiefer und postcraniale Skelettelemente. Die ziemlich exakte Datierung der Funde — ins späte Mittelalter —, die übereinstimmenden Fundorte — westniederländische Stadtkerne — und der Umstand, daß noch keine vergleichbare Gruppe von spätmittelalterlichen Hunden aus den Niederlanden genau beschrieben worden ist, veranlaßten die Verfasser zu einer Studie über dieses Material.

## Fundort und Datierung

Das erforschte Material stammt aus:

*Amsterdam — St.-Olofs-Kapelle.* Bei einer Grabung 1969/70 durch das I. P. P. unter der Leitung von H. H. VAN REGTEREN ALTENA wurde unter der St.-Olofs-Kapelle ein Teil jenes Stadtgrabens gefunden, der ursprünglich neben dem St.-Olofs-Tor lag, einem der wichtigsten Zugänge zur Stadt (VAN REGTEREN ALTENA 1972). U. a. aufgrund der Tonware konnten die Funde aus dem Graben (darunter viele Hundereste) zwischen 1375 und 1425 datiert werden. Ein Schädel mit Unterkiefer wurde im Deichfuß gefunden, der aus dem Anfang des 14. Jahrhunderts datiert. Die Tierreste wurden bereits kurz von VAN WIJNGAARDEN-BAKKER (1972) beschrieben.

*Tabelle 1*

**Übersicht über die Funde und Mindestindividuenzahlen (Mind.)**

| | Olof | Damrak | Utrecht | Dordrecht | Summe |
|---|---|---|---|---|---|
| Schädel | 8 | 1 | 4 | 2 | 15 |
| Unterkiefer | 9 | 1 | 3 | 1 | 14 |
| Wirbel | — | — | — | 4 | 4 |
| Sacrum | 1 | — | — | — | 1 |
| Rippen | 11 | — | — | — | 11 |
| Scapula | 1 | — | — | — | 1 |
| Humerus | 5 | — | — | 1 | 6 |
| Radius | — | — | — | 2 | 2 |
| Ulna | — | — | — | 1 | 1 |
| Pelvis | 2 | — | — | — | 2 |
| Femur | 8 | — | — | 1 | 9 |
| Tibia | 2 | — | — | 1 | 3 |
| Fibula | — | — | — | 1 | 1 |
| Summe oder | 47 | 2 | 7 | 14 | 70 |
| Mind. | 14 | 1 | 5 | 4 | 24 |

[1] Ins Deutsche übertragen von J. W. ONDERDELINDEN.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 13—36

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

*Amsterdam — Damrak 49.* Bei der Grabung 1972 durch die archäologische Abteilung des Bauamtes der Stadt Amsterdam unter der Leitung von J. M. Baart wurde in der frühesten Anhöhungsschicht aus Schlamm u. a. ein kleiner Hundeschädel mit dazugehörigem Unterkiefer gefunden (IJzereef im Druck). Die Anhöhungsschicht datiert aus dem ersten Viertel des 14. Jahrhunderts.

*Utrecht — Strogasse.* Aus einer Grube in der Strogasse wurde, zusammen mit Tonware aus der zweiten Hälfte des 14. Jahrhunderts, eine Anzahl von Tierresten gesammelt, darunter einige Schädel und Unterkiefer des Hundes. Das Material wurde für unsere Untersuchungen freundlicherweise von T. J. Hoekstra, Archäologe beim Bauamt der Stadt Utrecht, zur Verfügung gestellt.

*Dordrecht — Stadtkern.* Beim Ausgraben eines ansehnlichen Teils des mittelalterlichen Stadtkerns von Dordrecht in den Jahren 1968—1971 durch den „Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek“ (Staatliches Institut für archäologische Bodenforschung) unter der Leitung von H. Sarfaty wurde ein Teil der Tierreste gesammelt. Das Material, das leider nicht genauer als zwischen das 14. und 16. Jahrhundert datiert werden konnte, enthielt u. a. zwei Hundeschädel, einen Unterkiefer und 11 postcraniale Skelettelemente (IJzereef unveröff.). Eine detaillierte Übersicht über die Funde findet sich in Tabelle 1.

## Alter

Durch Studium des Gebisses wurde das Alter geschätzt, in dem die Hunde verstorben sind (Tab. 2). Dabei wurde Gebrauch gemacht von den Erkenntnissen Habermehls (1961).

*Tabelle 2*

Altersklasseneinteilung

| | Maxilla | Mandibula | Summe | % |
|---|---|---|---|---|
| Zahnwechsel noch nicht abgeschlossen | 10 | 8 | 18 | 7.7 |
| + jung (bis 3 Jahre) | 1 | 2 | 3 | 69.3 |
| ++ mittleres Alter (3- bis 7jährig) | 2 | 1 | 3 | 11.5 |
| +++ hohes Alter (7 Jahre und älter) | 2 | — | 2 | 11.5 |

Der weitaus größte Teil, fast 70% der Schädel und Unterkiefer, stammt von Jungtieren. In mittelalterlichen Städten hatte ein Hund wenig Aussichten auf ein hohes Alter! Die beiden Hunde mit den größten Schädelmaßen aus unserem Material haben allerdings ein solches hohes Alter erreicht.

Bei den Röhrenknochen fanden wir nur 4 mit unausgewachsenen Epiphysen: 2 Tibiae (jünger als 15 Monate) und 2 Femora (jünger als 18 Monate) sowie zwei mit gerade verwachsenen Epiphysen: 1 Humerus (± 13 Monate) und 1 Femur (± 18 Monate).

## Todesursache

Bei einer Reihe von Hunden wies der Schädel Gewaltspuren auf, die den Tod des betreffenden Tieres zur Folge gehabt haben könnten. Bei 3 Tieren war der Hinterkopf eingeschlagen und 5 Schädel zeigten Spuren eines Schlages oberhalb der Augenhöhle, in keinem dieser Fälle ist die Verwundung wieder verheilt. Ein solcher Schlag, der eine (zeitweilige) Betäubung verursacht, kann früher oder später doch noch den Tod zur Folge haben. Auch ist es möglich, daß die Hunde betäubt worden sind, bevor sie durch Ertränken umgebracht wurden.

Schädel D2 hat eine kleine Verwundung innerhalb der Augenhöhle, möglicherweise bakteriellen Ursprungs.

## Oligodontie

Oligodontie tritt bei den untersuchten mittelalterlichen Ober- und Unterkiefern mit hoher Frequenz auf (Tab. 3 und 4).

*Tabelle 3*

**Oligodontie bei den Oberkiefern**

| Oligodontie | Anzahl | N | % |
|---|---|---|---|
| $P^1$dex. und $P^1$sin. | 2 | 15 | 13.3 |
| $P^1$dex. | 1 | 15 | 6.6 |
| $P^1$sin. | 1 | 15 | 6.6 |

Bei Schädel U2 findet sich auf beiden Seiten an der Stelle von $P^2$ nur eine Alveole statt der üblichen zwei. Ein Röntgenphoto (Abb. 1) zeigte, daß es sich hier nicht um einen jungen Kiefer handelt, in dem der Milchzahn noch nicht durch den endgültigen $P^2$ ersetzt ist. Es liegt hier entweder ein Fall von Oligodontie vor, oder die Alveole stammt von einem rudimentären einwurzeligen $P^2$. Es muß hier noch darauf hingewiesen werden, daß auch zwei Unterkiefer einen sehr kleinen (allerdings zweiwurzeligen) $P_2$ besitzen (Abb. 2). Das häufige

*Tabelle 4*

**Oligodontie bei den Unterkiefern**

| Oligodontie | Anzahl | N | % |
|---|---|---|---|
| $P_1$dex. | 3 | 8 | 37.5 |
| $P_1$sin. | 3 | 12 | 25 |
| $M_3$dex. | 4 | 8 | 50 |
| $M_3$sin. | 5 | 12 | 41.6 |
| $P_1$ insgesamt | 6 | 20 | 30 |
| $M_3$ insgesamt | 9 | 20 | 45 |

Auftreten von Oligodontie wird allgemein als ein Merkmal der Domestikation angesehen, aber rezente Untersuchungen haben nachweisen können, daß sich auch das Gebiß wilder Carnivoren durch eine hohe Variabilität in der Zahl der Backenzähne auszeichnet. Bei Füchsen ist z. B. bei 6,5 % der Unterkiefer $P_1$ abwesend, bei 10,9 % fehlt $M_3$ (VAN BREE und SINKELDAM 1969). Bei Wölfen fehlt $P_1$ bei 2,4 % der Unterkiefer (BOESSNECK 1955).



*Abb. 1.* Röntgenaufnahme des Schädels U 2 mit Zahn $P^2$ mit einfacher Wurzel. (Photo „Afdeling tandheelkundige röntgendiagnostiek" der Universität Amsterdam)

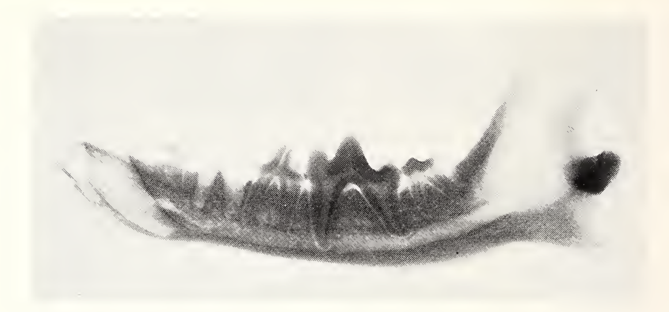


*Abb. 2.* Röntgenaufnahme des Unterkiefers OL 12 mit rudimentärem Zahn $P_2$. (Photo „Afdeling tandheelkundige röntgendiagnostiek" der Universität Amsterdam)

## Das craniale Skelett

### Schädel

Es folgt hier eine kurze Beschreibung der Schädel.

Amsterdam — St.-Olofs-Kapelle.

OL 1: Kleiner (BL 126,7 mm; BL = Basallänge; sie wird vom unteren Rand des Foramen magnum bis zum Vorderrand der $I^1$-Alveole gemessen), leichtgebauter Schädel mit leicht gewölbtem Hirnschädel. Alter: jung. $P^1$ rechts und links fehlt (Abb. 3a, b).

OL 2: Kleiner (BL berechnet aus dazugehörigem Unterkiefer ± 116 mm), leichtgebauter Schädel. Alter: jung. $P^1$ rechts fehlt (Abb. 4).

OL 3: Ziemlich langer (BL 148 mm), schmaler Schädel mit sehr kräftiger Crista occipitalis und sagittalis und gut ausgebildeten Processus supra-orbitales. Alter: jung. Vollständiges Gebiß (Abb. 5).

OL 4: Kleiner (BL 134 mm), leichtgebauter Schädel mit schwacher Crista occipitalis und sagittalis. Alter: jung. $P^1$ rechts und links fehlen (Abb. 6).

OL 5: Kleiner (BL ± 141 mm), relativ breiter und schwergebauter Schädel. Alter: alt (± 12 Jahre). Vollständiges Gebiß (Abb. 7).

OL 6: Kleiner (BL 137,5 mm), ziemlich schwergebauter Schädel. Alter: mittleres Alter. Vollständiges Gebiß.

OL 7: Sehr kleiner (BL ± 83,5 mm), leichtgebauter Schädel mit relativ hohem, gewölbtem Hirnschädel. Alter: jung. Vollständiges Gebiß, aber mit Kulissenstellung (Abb. 8 a, b).

OL 8: Oberkieferfragment, teils mit Milchgebiß. Alter: ± 5 Monate.





*Abb. 3.* Schädel OL 1. a *(links):* Ansicht von oben. b *(rechts):* Seitenansicht

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · HEFT 2

April 1977



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# Inhalt




*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit 3 Beilagn des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassungen in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferataen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.





*Fortsetzung 3. Umschlagseite*





Z. Säugetierkunde 42 (1977) 2, 65—128

ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (2), 65—128 (1977)

# Zur Aktivitätsrhythmik von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae; Lorisiformes; Galagidae) in Gefangenschaft

Von C. Welker

*Zoologie und Vergleichende Anatomie, Universität Kassel (Prof. Dr. W. Meinel)*

*Eingang des Ms. 2. 6. 1976*

## Einleitung

Unter Aktivität verstehen wir das „Tätigsein“ eines Tieres. „Ein Tier ist tätig, wenn es Körperteile bewegt oder sich selbst fortbewegt“ (Aschoff 1962, S. 1). Wegen der Schwierigkeit der Abgrenzung gegenüber dem Ruhezustand unterscheiden wir hier zwischen sozialer Aktivität, Komfortaktivität, Häufigkeit der Nahrungsaufnahme und lokomotorischer (spontaner) Aktivität, wobei letztere besondere Berücksichtigung findet.

Es kann als gesichert angesehen werden (Aschoff), daß die spontane Aktivität ererbten Gesetzmäßigkeiten folgt. Gerade der Wechsel zwischen Ruhe und Aktivität geschieht nach einem festgelegten erbeigentümlichen Muster, das nur bedingt abgewandelt werden kann. Aschoff konnte zeigen, daß je nach Wahl der Meßmethodik und des Zeitrasters Ergebnisse ermittelt werden, die sich sowohl quantitativ als auch qualitativ unterscheiden. „Je nach Tierart, Methodik und Meßgröße muß (daher) ein anderer Zeitraster gewählt werden, um das Aktivitätsmuster der 24-Stunden-Periodik klar zu entwickeln. Mitteln über mehrere Tage betont das Regelmäßige in der Verteilung der Maxima und Minima, kann aber dazu führen, daß charakteristische Einzelheiten verlorengehen ... Die Muster mehrerer Individuen einer Art sind sich so ähnlich, daß von Arten-Muster gesprochen werden kann. Innerhalb der Variabilität dieser Arten-Muster hat jedes Individuum sein Individualmuster“ (Aschoff 1962, S. 14).

Ziel dieser Arbeit ist es, die Muster während der Aktivitätszeit aufzuzeigen. Daneben werden Ergebnisse anderer Autoren an *Galago* und weiteren Vertretern der Prosimiae diskutiert.

## Material und Methode

### Versuchstiere

Von den sieben als Untersuchungsgut dienenden *Galago crassicaudatus* (s. Tab.) waren zwei adult importiert, zwei wurden in Frankfurt (MPI für Hirnforschung), drei in Gießen (Tierhaus/FB-Biologie) geboren. Die in Gießen geborenen Jungtiere wuchsen im Familienverband heran (Welker 1972, 1974). In Frankfurt trennte man die Paare vor der Geburt von Jungen und während deren Aufzucht; im Alter von 1/2 Jahr sperrte man die Jungen dann von ihrer Mutter ab und hielt sie solitär.

### Käfige mit Inventar

Die Tiere wurden in zwei getrennten Räumen gehalten, zwei verschiedene Käfigtypen standen zur Verfügung:

Typ I: Diese Käfige (Abb. 1) hatten einen Rauminhalt von 1,84 m³. Sie standen auf 0,8 m hohen Tischen und waren jeweils durch die als Tür dienende Vorderfront zugänglich. Käfigwände und Decken bestanden aus feuerverzinktem Eisendraht (Maschenweite: 1 cm).

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 65—78

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Für die Untersuchung verwandte Vertreter der Species *Galago crassicaudatus*

| Name | Geschlecht | Alter | Eltern | Geburtsort |
|---|---|---|---|---|
| Siegfried | ♂ | > 8 Jahre | — | adult importiert |
| Maria | ♀ | > 8 Jahre | — | adult importiert |
| Friedrich | ♂ | 2,5 Jahre | Siegfried Maria | Frankfurt |
| Moritz | ♂ | 2,5 Jahre | adult importiert | Frankfurt |
| Tommy | ♂ | 2,5 Jahre | Siegfried Maria | Gießen |
| Micky | ♂ | 2 Jahre | Siegfried Maria | Gießen |
| Hejo | ♂ | 10 Monate | Siegfried Maria | Gießen |

Das Türgitter hatte eine Maschenweite von 3 cm. Das Inventar umfaßte einen Schlafkasten, drei Holzstangen und den Zwischengang. Eine 1 cm dicke Acrylglasscheibe bedeckte den Boden. In diesen Käfigen hielten wir Moritz und Friedrich.

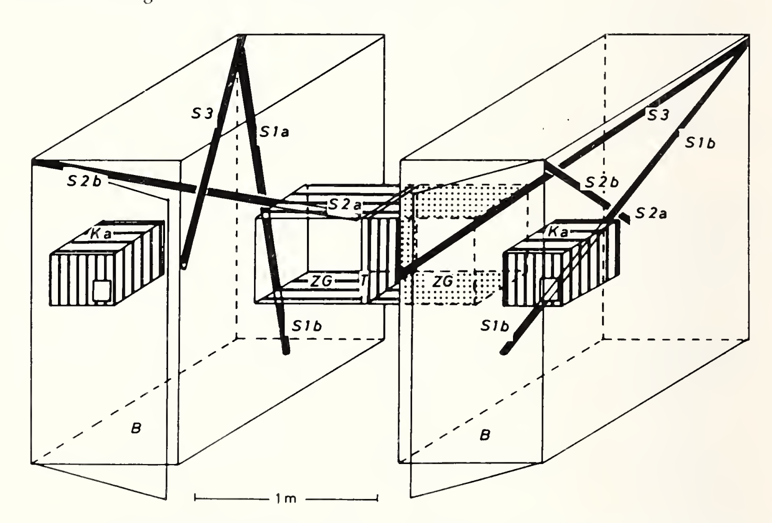



*Abb. 1.* Käfig (Typ I) mit Inventar. Seiten- und hintere Teile wandständig. Ka = Kasten; S1—S3 = Stangen, a und b kennzeichnen Stangenabschnitte; ZG = Zwischengang; B = Käfigboden

Typ II: Der Familienkäfig (Abb. 2) hatte einen Rauminhalt von 12 m³. Vorderfront, Decke und Zwischenwand bestanden aus feuerverzinktem Eisendraht (Maschenweite: 2,5 cm), die übrigen Käfigwände und der Bodenteil C waren gekachelt, die Bodenteile A und B bestanden aus Acrylglasscheiben, das Inventar bestand aus drei Schlafkästen, einem Ruhebrett, zwei Ansprungbrettern und einer Holzstange.

## Beobachtungsbedingungen

In die Käfigräume fiel Tageslicht durch eine hinter den Käfigen gelegene Glastür, Temperatur (24 ± 1° C) und relative Luftfeuchtigkeit (30—40 %) wurden vor und während der Beobachtungen konstant gehalten.

Um das Protokollieren dieser nachtaktiven Halbaffen zu ermöglichen, brachten wir über den Käfigen (Käfigtyp I: In Höhe der Schlafkästen; Käfigtyp II: Über Schlafkasten 2a und über dem Ruhebrett. Rotlichtlampen (150 Watt) an, die Tag und Nacht zusätzlich als Wärmequellen dienten. Bei der Ermittlung der Aktivitätskurven beschränkten wir uns auf Handprotokolle nach direkter Beobachtung — der Autor saß während des Beobachtens zentral vor

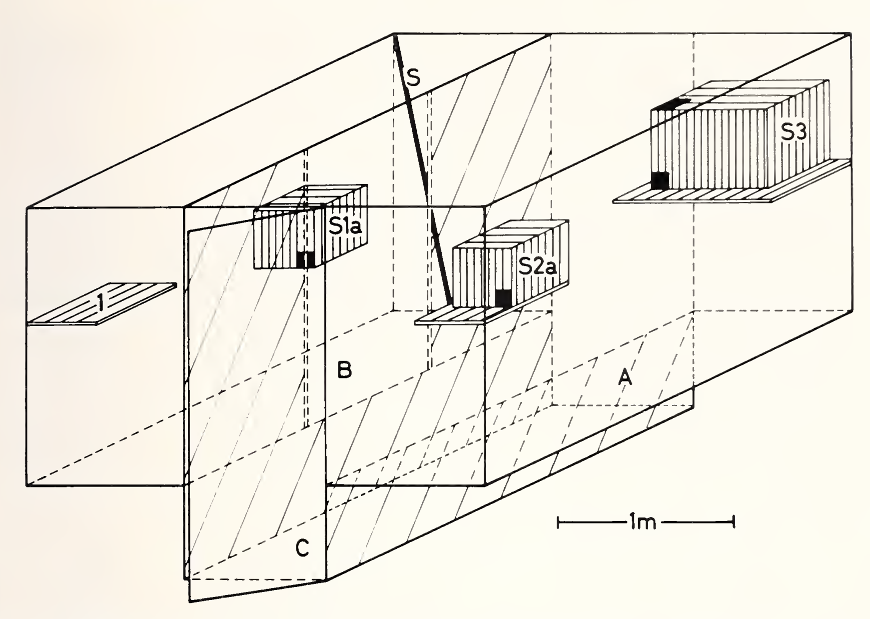



*Abb.* 2. Käfig (Typ II) mit Inventar. Seitenteile und Rückwand wandständig. S1a, S2a, S3 = Schlafkästen; S = Stange; 1 = Ruhebrett; A—C = Käfigboden (A und B erhöht)

den Käfigen —, da die meisten Methoden der automatischen Aktivitätsmessung für kleine Käfige mit spärlichem Inventar entwickelt wurden und hier nicht anzuwenden sind.

## Ermittlung der Daten

Zur Aufnahme der Aktivität in der Familiengruppe bildeten wir fünf Aktivitätskategorien, nämlich keine Aktivität (0), niedrige Aktivität (1), mittlere Aktivität (2), hohe Aktivität (3) und sehr hohe Aktivität (4), ordneten alle fünf Minuten jedem Tier eine bestimmte Kategorie zu und ermittelten die Aktivitätskategorie für die Viertelstunde, hierbei auf eine ganze Zahl auf- oder abrundend.

Bei den beiden solitär gehaltenen Männchen protokollierten wir an Ortsveränderungen: Türkontakt (Tü), Kontakt Stangenabschnitt 1a, Stangenabschnitt 1b, Stangenabschnitt 2a, Stangenabschnitt 2b, Kontakt Stange 3, Bodenkontakt (BK), Aufenthalt auf dem Kasten (Ka), Aufenthalt im Kasten (Ki), Aufenthalt im Zwischengang (ZG), Springen (Sp) und Klettern am Gitter (Kl). Weiterhin wurde eine Stereotype (Msp) protokolliert, die jedoch nur speziell bei Moritz auftrat: Laufen vom Kasten aus über 2b und 1b zum Zwischengang und anschließendes Springen zum Kasten. Zusätzliche Symbole kennzeichneten Herumklettern im Zwischengang, Herumlaufen auf dem Boden und Hin- und Herlaufen auf einer Stange. Jede angefangene Minute notierten wir den Standort bzw. die Tätigkeit des Tieres erneut. Um schließlich eine „Aktivitätskennzahl" für 15 Minuten — bezogen auf die Minute zu ermitteln, wurden die protokollierten Kontakte (Tü, 1a, 1b, 2a, 2b, 3, BK, Ka, ZG), Sp, Kl, die oben erwähnten zusätzlichen Symbole und bei Moritz auch Msp, (wobei mit Rücksicht auf ihre Komplexität jede Stereotypie dreifach gezählt wurde) addiert, die Häufigkeit des Dösens subtrahiert, die erhaltene Summe durch fünfzehn geteilt und auf eine ganze Zahl auf- oder abgerundet.

## Lokomotorische Aktivität

Im Gegensatz zu den kleineren Vertretern der Galagidae, *Galago senegalensis* und *Galagoides demidovii*, die sich vornehmlich biped springend durch den Käfig bewegen, bevorzugt der Riesengalago die quadrupede Fortbewegung. Daneben besitzt er jedoch auch entsprechend seiner anatomischen Spezialisierung (Naviculare und Calcaneus verlängert, somit Ausbildung einer zum Springen vorzüglich geeigneten

Hinterextremität) ein gutes Springvermögen, was er besonders bei Bewegungsspielen vornehmlich in der zweiten Hälfte der Nacht zeigt. Außerdem wird insbesondere bei Spielappetenz bipedes Hüpfen beobachtet.

## Aktivitätsbeginn

In Abhängigkeit von der Tageslänge verschoben sich Aktivitätsbeginn und -ende. Eine Abhängigkeit von täglichen Schwankungen der Außenhelligkeit (gemessen in Lux) konnte nicht festgestellt werden; wenngleich die Tiere, in deren Raum wenig Licht fällt, zu einem früheren Zeitpunkt aktiv werden als andere. Zudem sind individuelle Komponenten bestimmend.

Als Beispiel für die Abhängigkeit des Aktivitätsbeginns von Tageslänge und individuellen Faktoren seien hier die Beziehungen für „Moritz" und „Friedrich" angegeben (Abb. 3). Der Aktivitätsbeginn verschob sich mit zunehmender Tageslänge bei Moritz um 1 3/4, bei Friedrich um 1 h, die individuelle Komponente verlor bei zunehmender Tageslänge an Bedeutung.

Temperatur und Luftfeuchtigkeit hatten auf den Aktivitätsbeginn keinen Einfluß, wenngleich hierdurch die lokomotorische Aktivität beeinflußt werden kann (WELKER 1973).

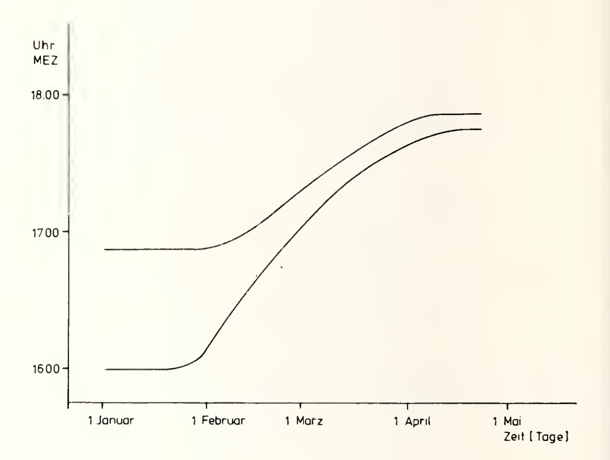



*Abb. 3.* Abhängigkeit des Aktivitätsbeginns von der Tageslänge. Obere Kurve = Friedrich; untere Kurve = Moritz

## Aktivitätsverlauf

Die Aktivitätskurven aller sieben untersuchten Individuen weisen drei Maxima auf. Das Nebenmaximum ist zu Anfang, das Hauptmaximum zu Ende der Aktivitätszeit, das Zwischenmaximum mehr oder weniger ausgebildet. Zwischen Neben- und Hauptmaximum liegen weniger als zwölf Stunden (Abb. 4, 5, 6). Der Aktivitätsverlauf entspricht somit dem Alternanstypus (ASCHOFF 1962).

Bei Außenhelligkeit sind die Tiere inaktiv; auf die Zeit von 8 bis 16 Uhr wurde daher bei der Darstellung der Aktivitätskurven verzichtet.

### *Individuelle Unterschiede*

Moritz ist bedeutend aktiver als alle anderen Tiere, was wir auf sein stereotypes Verhalten zurückführen möchten; bei Einstellung der Stereotypie geht seine Aktivität auf Friedrichs Niveau zurück (WELKER 1974). Weiterhin ist auffallend, daß sein Hauptmaximum bereits gegen 24.00 Uhr beginnt und schon gegen 3.30 Uhr endet (Abb. 4).

Bei den sechs anderen Riesengalagos verläuft hingegen die Aktivität nach einheitlichem Muster (Abb. 4, 5). Könnte dies auch bei der Familiengruppe (Abb. 5) noch auf Einflüsse des Sozialgefüges zurückgeführt werden, so weist doch Friedrichs

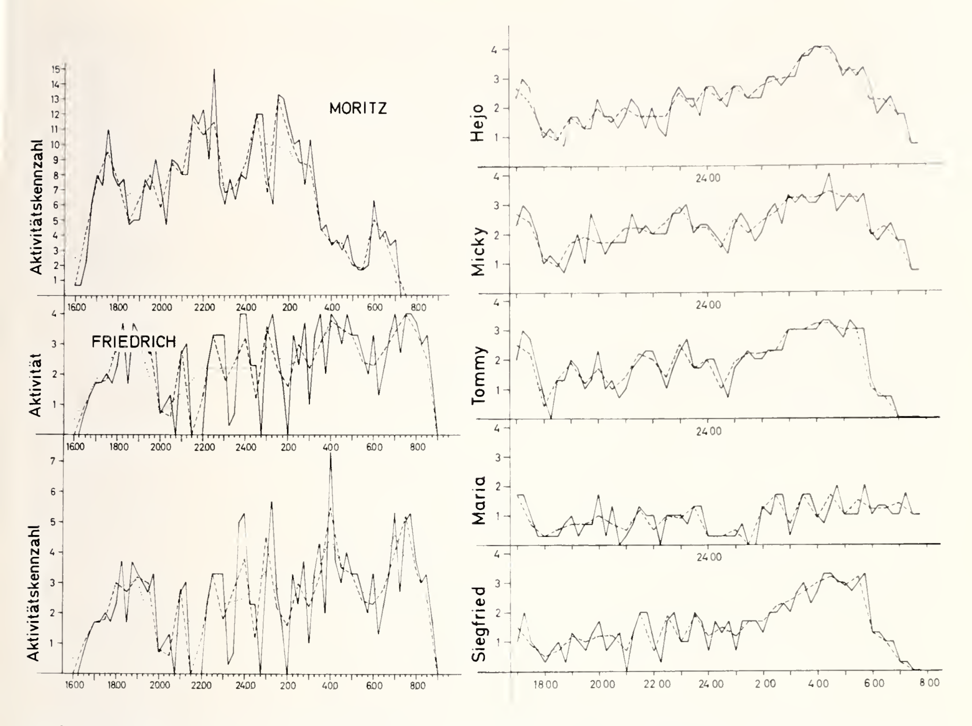



*Abb. 4. (links).* Lokomotorische Aktivität. Die mittlere Kurve entspricht der unteren, nur sind hier Spitzenaktivitäten nicht berücksichtigt. — *Abb. 5 (rechts).* Lokomotorische Aktivitätskurven (Familiengruppe). ———— 15-Minuten-Raster; - - - - - - - - - 30-Minuten-Raster; ....... 60-Minuten-Raster

Kurve auch auf ein erbkoordiniertes Grundmuster hin, besonders wenn in Betracht gezogen wird, daß die Kurven für Friedrich und Moritz bei zunehmender Tageslänge und die für die Familie bei abnehmender Tageslänge (8½ Monate später) ermittelt wurden.

In der Familiengruppe zeigten sich — trotz letztlich ähnlichem Kurvenverlauf — weitere Unterschiede: Die Männchen sind aktiver als das Weibchen, junge Tiere (Hejo, Micky) aktiver als ältere (Tommy, Siegfried).

### *Wahl des Zeitrasters*

Da wir als kleinste Zeiteinheit 15 Minuten wählten und die entsprechenden Kurvenwerte aus vier Beobachtungen mittelten, gingen Kurzzeitrhythmen sicherlich teilweise verloren, wenngleich die Konstanz bestimmter Spitzenaktivitäten auffällt (Abb. 4, Moritz: 22.30 u. a.). Bei noch größeren Zeitrastern werden zwei Kurvenmaxima deutlich, das typische Aufeinanderfolgen von einzelnen Aktivitätsschüben dagegen verschwindet. Daher erscheint uns der Stundenraster hier nicht vertretbar, der 30-Minuten-Raster kann hingegen bei schon gemittelten Kurven unter obiger Einschränkung als hinreichend angesehen werden.

### *Wahl des Beobachtungszeitraumes*

Um eventuelle Verfälschungen durch Klimagang und Jahreszeit auszuschalten, beobachteten wir zur Ermittlung obiger Kurven an sechs (Familie; n = 60 h) bzw. acht

(Friedrich und Moritz; n = 68 h) aufeinanderfolgenden Tagen. Bei dem Vergleich dieser Aktivitätskurven (Moritz, Friedrich) mit solchen, die innerhalb von zwei Monaten ermittelt wurden (n = 200 h) wird deutlich, daß auch ein größerer Zeitraum vertretbar ist. Hierbei gehen Kurzzeitrhythmen zwar verstärkt verloren, doch können charakteristische Einzelheiten (Moritz: 22.30 Uhr) erhalten bleiben (Abb. 6).

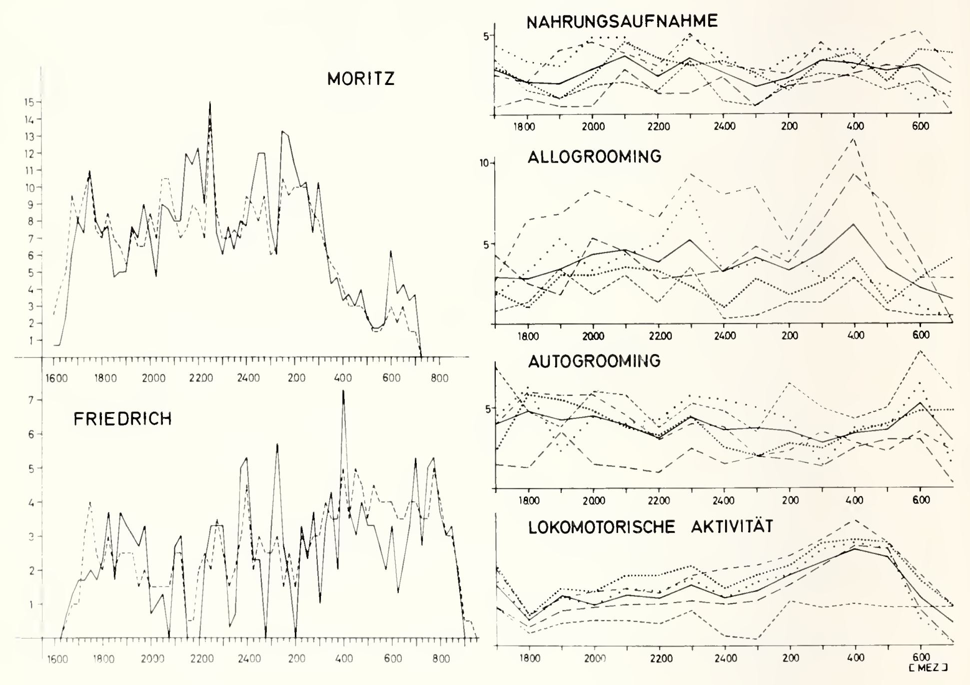



*Abb. 6 (links).* Lokomotorische Aktivität. ——————— Die Kurvenwerte wurden an acht aufeinanderfolgenden Tagen (n = 68h) ermittelt. - - - - - - - - - - - - Die Kurvenwerte wurden innerhalb von zwei Monaten (n = 200h) ermittelt. — *Abb. 7 (rechts).* Aktivitätskurven. Häufigkeit der Nahrungsaufnahme, des „allogrooming" und des „autogrooming" in absoluten Zahlen gegen die Zeit aufgetragen; zum Vergleich die Kurven für Lokomotorische Aktivität (vgl. Abb. 5). ——————— Mittelwert der Familiengruppe; — — — — — Siegfried; - - - - - - - - - Maria; . . . . . . . . Tommy; ....... Micky; — · — · — · — Hejo

Doch wird der Informationsgewinn durch Beobachtungen über einen längeren Zeitraum nicht größer, vielmehr besteht hierbei die Gefahr der Überlagerung des Aktivitätsmusters durch eine art- bzw. geschlechtsspezifische Jahresperiodik. Diese aufzuweisen, bleibt späteren Untersuchungen vorbehalten.

## *Einfluß der Beobachtungsmethode*

Bei der Methode „Aktivitätskennzahl" werden die einzelnen Aktivitätsschübe deutlicher. Durch die Beschränkung auf nur fünf Aktivitätskategorien gehen Spitzenaktivitäten zwar verloren (Abb. 4, mittlere Kurve), der grundsätzliche Verlauf der Kurven ändert sich jedoch nicht (Abb. 4, 5). Zur Ermittlung eines Individual- oder Artmusters ist somit die letztere Methode hinreichend.

## Nichtlokomotorische Aktivität

Neben der lokomotorischen Aktivität soll hier noch die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme, der sozialen Kontakte (soziale Aktivität) und des „Sichputzens (Komfortaktivität) Beachtung finden. Trotz erheblicher individueller Unterschiede folgen die Kurven der einzelnen Tiere einem einheitlichen Muster (Abb. 7), was sicher auch darauf zurückzuführen ist, daß zwischen den Tieren Stimmungsübertragungen stattfinden, so ruft ein ruhendes Tier Ruheappetenz, ein sich putzendes Tier Putzappetenz etc. hervor.

### Nahrungsaufnahme

Die Galagos nehmen im gesamten Zeitraum ihrer Aktivität Nahrung auf (Abb. 7); bedingt durch die Käfighaltung und das täglich reichlich angebotene Futter können Verhaltensweisen, wie Nahrungssuche, Fang u. a. als Parameter der Nahrungsaufnahme nicht beobachtet werden.

Beim Fressen sind die unteren Incisivi nicht beteiligt, was auch für *Galago senegalensis* (LOWTHER 1940) und andere Prosimiae (BUETTNER-JANUSCH und ANDREW 1962) zutrifft; diese werden bei der Körperpflege („grooming") genutzt. Das Futter wird mit den Händen seitlich an den Mund herangeführt. Flüssige Nahrung nehmen die Tiere grundsätzlich lappend mit der Zunge auf (SCHÖNHOLZER 1959); einige Tiere wenden eine zusätzliche Technik an: Sie strecken die Hand in den Trinknapf und lecken anschließend die mit Flüssigkeit benetzte Extremität ab, ein Verhalten, das wohl innerhalb der Primaten weit verbreitet ist (vgl. HOFER 1972).

Bei vorliegender Untersuchung boten wir — um das Füttern als „Zeitgeber" auszuschließen — die gesamte Nahrung bereits eine Stunde vor Aktivitätsbeginn an. Das Trinken berücksichtigten wir bei der Auswertung nicht, da einige Tiere gerne — manchmal bereits zu Aktivitätsbeginn — den Trinknapf ausleerten.

Es war auffällig, daß alle Tiere zu gleichen Zeiten Futter aufnahmen (Minima und Maxima der Kurven [Abb. 7] entsprechen sich), was einen Einfluß sozialer Faktoren vermuten läßt; weiterhin, daß die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme bei höherer lokomotorischer Aktivität zunimmt, wenngleich die entsprechenden Kurven der Tagesrhythmik (Alternans, Hauptmaximum zu Ende der Aktivitätszeit) nicht folgen (Abb. 7).

### Soziale Aktivität

Die Riesengalagos nehmen während der gesamten Aktivitätszeit Kontakt zu Artgenossen auf. Zwischen den Oestren der Weibchen beschränkt sich die soziale Aktivität auf soziale Körperpflege („allogrooming") und gemeinsame Spiele (WELKER 1974). Daneben fällt besonders ein gemeinsames Dösen — „Kontaktliegen" — auf, wobei — wie auch bei der sozialen Aktivität — Männchen auf Weibchen zentriert sind (WELKER 1974, 1975).

Hier soll nur die Häufigkeit der aktiven sozialen Körperpflege betrachtet werden, wobei wir als soziale Körperpflege die Situation protokollierten, in der ein ruhendes oder sich putzendes Tier von einem anderen — hinzukommenden oder neben ihm ruhenden — mit dem Zahnkamm geputzt wird.

Die Häufigkeit der sozialen Körperpflege („allogrooming") (Abb. 7) folgte der lokomotorischen Aktivität, die Kurven der einzelnen Tiere zeigen das gleiche Muster, wenn auch die Werte von Hejo deutlich über und die von Maria deutlich unter denen der anderen Tiere lagen. Letzte war dennoch Adressat von fast 50 Prozent aller Putzversuche, an sozialen Interaktionen also vornehmlich als passiver Partner beteiligt.

## Komfortaktivität

Das „Sichputzen“ leitet Ruhe- bzw. Aktivitätsphasen ein, tritt während des Ruhens vermehrt auf und war bei allen Tieren etwa gleichmäßig über die ganze Nacht verteilt (Abb. 7). Eine Beziehung zur lokomotorischen Aktivität ist kaum vorhanden, vielmehr scheint die Häufigkeit des Sichputzens zu Zeiten höherer Aktivität zurückzugehen, was mit obigem Befund korrespondiert.

Zum Sichputzen („autogrooming“) dienen die unteren Incisivi und Canini, die wie bei fast allen anderen Prosimiae zu einem Zahnkamm umgebildet sind; daneben werden zum Kratzen und zum Säubern der Ohren die Putzkrallen der Hinterfüße benutzt und jeweils nach Gebrauch gründlich gereinigt. Dem Putzen mit dem Zahnkamm folgt auch bei der sozialen Körperpflege meist ausgiebiges Belecken. Auf weitere zur Komfortaktivität gehörende Verhaltensweisen, wie z. B. das Rekelsyndrom, das zu Aktivitätsbeginn verstärkt auftritt, kann hier nicht weiter eingegangen werden.

## Harnwaschen und Fußreiben

Schließlich sei noch die Häufigkeit zweier eigentümlicher Verhaltensweisen angegeben, die oft als Markierverhalten gedeutet werden (Drews 1973 u. a.), nämlich die Häufigkeit des Harnwaschens und des Fußreibens während der Aktivitätszeit.

Das Harnwaschen, welches auch andere lorisiforme und cebide Primaten zeigen, ist ein Einreiben der Hand- und Fußflächen mit Urin. Bei diesem Vorgang neigen sich die Tiere leicht zur Seite, führen Hand und Fuß an die Harnöffnung (Palma und Planta zum Harnstrahl hin orientiert), fangen den Urin mit der Hand auf und verteilen ihn durch Aneinanderreiben der homolateralen Hand- und Fußflächen. Für dieses Verhaltenssyndrom konnten wir zeigen, daß es sich bei *Galago crassicaudatus* sicher nicht um ein Markieren fest eingehaltener Wege handelt, wie von Eibl-Eibesfeldt (1953) beschrieben, vielmehr ist die Häufigkeit des Harnwaschens abhängig von dem Sättigungsdefizit der Luft und bewirkt ein Feuchthalten der Chiridia und damit eine Erhöhung bzw. Erhaltung der speziellen Fähigkeit der sensiblen Tasthaut (Welker 1973). Die Häufigkeit des Harnwaschens folgt sichtlich nicht der lokomotorischen Aktivität (Abb. 8), auch ist keine Beziehung zwischen den Werten der einzelnen Individuen erkennbar. Auffällig ist die Häufung des Harnwaschens zu Aktivitätsende bei Maria, doch reichen die vorliegenden Daten und der methodische Ansatz zu einer Deutung nicht aus.

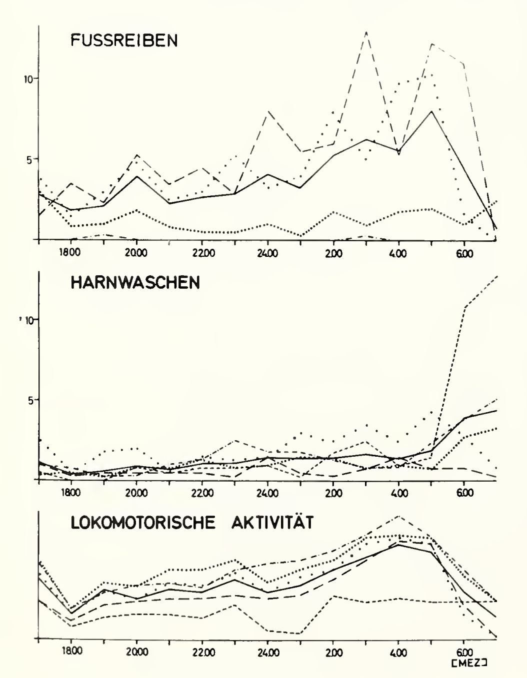



*Abb. 8.* Häufigkeit des Fußreibens und des einseitigen Harnwaschens in absoluten Zahlen gegen die Zeit aufgetragen; zum Vergleich die Kurven für lokomotorische Aktivität. ———— Mittelwert der Familiengruppe; — — — — Siegfried; - - - - - - - Maria; . . . . . . Tommy; ........... Micky; —.—.—.— Hejo

Die ethologische Bedeutung des Fußreibens, das bisher nur für *Galago crassicaudatus* beschrieben wurde, ist vorerst unbekannt. Hierbei reiben die Tiere mit der Sohle oder nur der Ferse intensiv auf dem Substrat, rauhe werden vor glatten Flächen bevorzugt. Ein Zusammenhang mit der von MONTOGNA und YUN (1962) beschriebenen „rough triangular area on the proximal plantar surface" könnte gegeben sein.

Bei der Betrachtung der Häufigkeitskurven (Abb. 8) ist augenfällig, daß dieses Verhaltenssyndrom bevorzugt von bereits geschlechtsreifen Männchen durchgeführt wird, während der gesamten Aktivitätszeit auftritt und eine Beziehung zwischen den Werten der einzelnen Tiere nicht gegeben ist. Ebenso folgt die Häufigkeit des Fußreibens nicht der Stundenrhythmik, wenn auch eine Beziehung zur Tagesrhythmik (Alternans) besteht.

## Diskussion

### Lokomotorische Aktivität

Unser Befund, daß die lokomotorische Aktivität des nocturnalen *Galago crassicaudatus* dem Alternanstyp folgt, stimmt mit denen anderer Autoren nicht überein.

So fand EHRLICH (1968) für sechs Riesengalagos (5 Männchen, 1 Weibchen), daß die Tiere die ganze Nacht lang aktiv waren und somit eine einphasische Aktivität zeigten. Bei ihren Ergebnissen muß jedoch der Versuchsaufbau berücksichtigt werden: EHRLICH testete ihre Tiere einzeln nach jeweils fünftägiger Adaptation an die Versuchsbedingungen in einem nur 0,34 m³ (28 cm × 107 cm × 114 cm) großen Käfig über eine achtstündige Nacht. Schlafkästen standen auf dem Käfigboden, die Aktivität kontrollierte sie mit Hilfe von sechs Lichtschranken, die über den Käfig verteilt waren; jede Unterbrechung einer Lichtschranke wurde automatisch registriert. Hier war nicht nur der Käfig viel zu klein, es fehlte auch ein höher gelegener Ruheplatz (bzw. Schlafstelle), da nach unseren Beobachtungen (WELKER 1972) die Höhe (vom Boden) entscheidend für die Qualität eines Ruheplatzes ist. Bei Ruheappetenz mögen zwar die Schlafkästen aufgesucht worden sein, waren aber wegen der fehlenden Qualität Höhe unattraktiv und wurden nur kurz genutzt. Daneben ist es fraglich, ob eine nur achtstündige Nacht dem Riesengalago ausreicht, sein spezifisches Aktionspotential zu „entleeren".

PINTO et al. (1974) fanden hingegen einen zweigipfeligen Verlauf der lokomotorischen Akivität für ein Paar Riesengalagos (Aktivitätsmaxima zu Anfang und Ende der Aktivitätszeit). Doch scheint es hier sehr fraglich, ob 4×25 min (zu Anfang, nach zwei bzw. vier Stunden und zu Ende der Aktivitätszeit) ausreichen, eine Aussage über den gesamten Aktivitätsverlauf machen zu dürfen. Das von PINTO et al. angewandte Verfahren, die Zeit, die sich ein Tier bewegt, prozentual anzugeben, erscheint ebenfalls problematisch, da Tiere, die sich stetig langsam bewegen, dann hochaktiv, andere hingegen, die in kurzen Schüben viele Bewegungen durchführen, relativ inaktiv scheinen würden.

Hingegen korrespondieren mit unseren Ergebnissen die Freilanduntersuchungen von SAUER und SAUER (1963) an *Galago senegalensis*. Diese stellten eine dreiphasische Aktivitätsrhythmik fest: Auf eine Anfangsphase mit intensiver Futtersuche folgte nach ein- bis zweistündiger Ruhe eine weitere bis gegen 24.00 Uhr andauernde Aktivitätsphase. Nach erneutem Ruhen oder einer Zeit niedriger Aktivität schließt sich eine dritte Phase hoher Aktivität an, die bis zum Morgen währt. Das Muster der Aktivität entspricht somit dem Alternanstypus. Weiterhin fanden sie, daß sich der Aktivitätsbeginn in Abhängigkeit von der Tageslänge verschiebt, was ebenfalls unseren Ergebnissen entspricht. Im Labor fand SAUER (1974) für *Galago crassi-*

*caudatus* und *Galago senegalensis* einen zweiphasischen Verlauf. Die von Wilson (nach Sauer 1974) für *Galago senegalensis* ermittelte Aktivitätskurve wäre wohl ebenfalls dem Alternanstypus zuzuordnen.

Von Seitz (1967) wird für *Nycticebus coucang* und *Perodicticus potto* eine zweigipfelige, für *Loris tardigradus* hingegen eine eingipfelige Aktivitätskurve beschrieben. Die ersten beiden Species zeigten ihr Hauptmaximum zu Ende der Aktivitätszeit (Alternanstyp). (Ehrlich [1968] fand dagegen bei bereits beschriebenem Versuchsaufbau für *Nycticebus coucang* einen einphasischen Aktivitätsverlauf.) Schließlich wird auch für *Arctocebus calabarensis* eine zweigipfelige Aktivität mit ausgeprägter Ruhepause gegen Mitternacht beschrieben (Durell nach Seitz 1967).

Die ursprünglichste Primatenspecies *Tupaia glis* besitzt ebenfalls als Grundmuster ihrer Aktivität zwei Maxima: Sprankel und Richarz (1976) zeigten, daß der Aktivitätsverlauf von *Tupaia* dem Alternanstypus entspricht, weiterhin, daß bei eingespielten Paaren das Männchen jeweils aktiver als das Weibchen ist, wenn auch die absolute Höhe der Aktivität innerhalb der Geschlechter variiert, und hoch aktive Weibchen die Aktivität wenig aktiver Männchen erreichen.

Für andere — nachtaktive — Halbaffen wird gleichfalls über eine zweiphasische Aktivität berichtet. Martin (1972) stellte gegen Mitternacht eine Verminderung der Aktivität bei *Microcebus murinus* fest; Jacobs (nach Sprankel 1965) beobachtete an *Tarsius* zwei Maxima (zu Aktivitätsbeginn und -ende); *Daubentonia* ist weniger aktiv von 23.00 bis 3.00 Uhr (Petter und Peyrieras 1970).

So kann angenommen werden, daß das Muster der lokomotorischen Aktivität der Prosimiae dem Alternanstyp entspricht, den wir für *Galago crassicaudatus* aufzeigen konnten. Innerhalb der Species kann jedoch der Verlauf der Kurven — trotz einheitlichem Grundmuster — beträchtlich variieren (Abb. 4, 5).

## Nichtlokomotorische Aktivität

Wie zu vermuten, nimmt die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme und der sozialen Körperpflege zu Zeiten höherer lokomotorischer Aktivität zu. Beide Verhaltensweisen sind naturgemäß an diese gebunden. Bewegungen zum Futterplatz bzw. Sozialpartner sind Voraussetzung, daß entsprechende Aktivitäten überhaupt ablaufen können. Gerade bei Ortsveränderungen wird durch herumliegende Futterstücke bzw. sich putzende oder einen anderen putzende Tiere die Appetenz zur Durchführung entsprechender Verhaltensweisen hervorgerufen.

Unseren Befunden stehen andere Ergebnisse von Pinto et al. (1974) gegenüber. Diese Autoren fanden für *Galago crassicaudatus* ein ausgeprägtes Maximum (in bezug auf die Nahrungsaufnahme) nur zu Anfang der Aktivitätszeit. Hier wäre anzuführen, daß unsere Tiere in der ersten halben Stunde nach Aktivitätsbeginn meist (mit Ausnahme von Moritz, der sich erst ausgiebig putzte) mehr fraßen als zu übrigen Zeiten des Tages, doch geht dieses Maximum bei dem hier verwandten Stundenraster verloren; auch konnten wir bei einer anderen Familiengruppe, die nicht Nahrung im Überfluß angeboten bekommen hatte, eine bedeutend höhere Nahrungsaufnahme zu Aktivitätsbeginn feststellen. Daneben spielen methodische Ansätze eine große Rolle (s. u.).

Für die Häufigkeit des „allogrooming" fanden Pinto et al. bei vier mal 25-Min.-Beobachtungseinheiten eine geringe Häufigkeit zu Anfang, einen starken Anstieg nach zwei Stunden, einen Abfall nach weiteren zwei Stunden und einen erneuten Abfall zu Aktivitätsende. Diese Ergebnisse entsprachen sogar den unseren prinzipiell (Minima zu Anfang und Ende der Aktivitätszeit, Abb 7), doch wird deutlich, daß die Autoren gerade zu Hauptzeiten sozialer Aktivität nicht beobachtet haben und ihre Daten somit für eine Interpretation nicht hinreichend sind.

Das Sichputzen („autogrooming") dagegen folgt sicher nicht der lokomotorischen Aktivität, sondern tritt verstärkt vor und nach Ruhepausen auf (Abb. 7). Die entsprechenden Befunde von PINTO et al. weisen auch auf eine Beziehung zwischen relativer lokomotorischer Inaktivität und Sichputzen hin, sind jedoch mit unseren aus bereits angeführten Gründen nicht vergleichbar.

## Individuelle Unterschiede

Zwischen den untersuchten Tieren waren im Verlauf der Aktivität erhebliche Unterschiede zu beobachten (Abb. 4, 5); besonders deutlich bei den parallel beobachteten Männchen Moritz und Friedrich: Moritz kletterte bei Aktivitätsbeginn auf seinen Schlafkasten, rekelte und streckte sich ausgiebig, wusch mit Harn, rieb die Füße, putzte sich und suchte nach fünf Minuten Komfortaktivität den Freßnapf auf; Friedrich hingegen kletterte zuerst über die Tür (Abb. 1) auf den Boden und begann zu fressen und zu trinken. Erst nach der Nahrungsaufnahme führte er Komfortbewegungen durch, entweder auf dem Boden oder im Zwischengang. Über die Aktivitätszeit bewegte sich Moritz stetiger (oft stereotyp) als Friedrich, der sein spezifisches Aktionspotential durch eine pro Nacht wiederholt auftretende Häufung von anscheinend ungerichteten Sprüngen „entleerte". Weiterhin war auffallend, daß Friedrich $1^3/_4$ h später seine Aktivitätszeit beendete als Moritz (Abb. 4).

In der Familiengruppe waren die Unterschiede nicht so deutlich, was wohl einmal auf genetisch fixierte Familieneigentümlichkeiten, zum anderen auf gegenseitige Stimmungsübertragungen zurückzuführen ist.

Die höhere Aktivität der Jungtiere dürfte mit deren altersbedingten Explorationsbereitschaft zusammenhängen, entsprechendes findet sich ebenfalls bei anderen Mammalia (ASCHOFF).

Die auffallend niedrige Aktivität des Weibchens müßte hingegen an weiteren Paaren überprüft werden. Die eindeutigen Beziehungen bei *Tupaia* (SPRANKEL und RICHARZ 1976) lassen auch hier eine Regel vermuten. Sicherlich steht die Nestbezogenheit der Weibchen, die auch für *Microcebus murinus* (MARTIN 1972) und *Galagoides demidovii* (CHARLES-DOMIQUE 1972) berichtet wird, in Zusammenhang mit längeren Ruhephasen. Diese bieten im Zusammenhang mit der Jungenaufzucht einen Evolutionsvorteil, der dann auch selektiv verstärkt wird.

Keine wesentlichen individuellen Unterschiede sind bei den Kurven für Nahrungsaufnahme und Sichputzen („autogrooming", Abb. 7) erkennbar, wenn auch das Weibchen sich bedeutend öfter putzte als die Männchen, was sicher im Zusammenhang mit längeren Ruhephasen steht.

Bei der sozialen Körperpflege („allogrooming", Abb. 7) hingegen fällt die bedeutend höhere Aktivität des heranwachsenden Hejo auf, der — wie alle Jungtiere — die anderen Gruppenmitglieder stets putzen durfte, weiterhin die niedrigere soziale Aktivität des Weibchens, die vornehmlich passiver Partner war.

Die Kurven für Harnwaschen und Fußreiben (Abb. 8) sind uneinheitlich, das vorliegende Material erlaubt nicht, Rückschlüsse auf die Bedeutung der entsprechenden Verhaltensweisen zu ziehen; dies muß weiteren speziellen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

## Untersuchungsmethode

Die hier angewandte Methode der direkten Protokollierung über die gesamte Aktivitätszeit scheint uns geeignet, Aussagen über die Aktivität der Tiere machen zu können. Da Beginn und Ende der Ruhezeiten nicht starr eingehalten werden, verliert bei extrem hoher Aktivität (z. B. Moritz in Zusammenhang mit der Stereotypie) und

Mittlung über mehrere Tage die Aktivitätskurve an Schärfe, was bei Mittlung über mehrere Wochen bzw. Monate sicherlich noch bedeutender wird.

Automatische Meßmethoden scheinen uns wegen des dadurch zwingend kleinen Käfigs und der Brauchbarkeit nur für solitär gehaltene Tiere nicht ideal, auch wird die notwendige Differenzierung einzelner Verhaltensweisen fast unmöglich.

Methoden des „time sampling", wie z. B. von PINTO et al. (1974) angewandt, erscheinen für breite Fragestellungen sehr problematisch, geringfügige Verschiebungen des Verlaufes können bei nur kurzen Beobachtungszeiten erhebliche Abweichungen herbeiführen. Auch müssen jeglichem „time sampling" Beobachtungen über die gesamte Aktivitätszeit vorausgehen, um die gewählten Zeiten auch begründen zu können.

Weiterhin erscheint es uns sehr problematisch, die zu untersuchenden Tiere erst kurz vor Untersuchungsbeginn in einen neuen Käfig zu überführen, da nach unseren Beobachtungen umgesetzte Tiere auch bei gleichem Futter und Pfleger oft monatelang in ihrem Verhalten retardiert sind.

Ein Einfluß der Untersuchungsmethode auf das ermittelte Ergebnis sollte daher stets in Betracht gezogen werden. Erst geplante breite Versuche, gleiche Probleme mit unterschiedlichen methodischen Ansätzen zu lösen, werden hierüber Aufschluß geben.

## Danksagung

Frau GABRIELE KNÖPPEL danke ich für das Anfertigen der Abbildungen, Herrn Prof. Dr. HELMUT O. HOFER, Tulane University, Covington, Louisiana, und Herrn Prof. Dr. CLIFFORD JOHNSON, z. Z. Universität Kassel, für das Lesen und Frau MAGDALENE BIERMANN für das Schreiben des Manuskriptes. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. HEINRICH SPRANKEL nicht nur für das Überlassen der Tiere, sondern vielmehr für die langjährige anregende und freundschaftliche Zusammenarbeit.

## Zusammenfassung

Die Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik an sieben *Galago crassicaudatus* haben ergeben:

1. Aktivitätsbeginn und -ende verschieben sich in Abhängigkeit von der Jahreszeit und der dadurch bedingten Außenhelligkeit, auch wenn eine direkte Beziehung zwischen Außenhelligkeit und Aktivitätsbeginn nicht gegeben ist.
2. Die lokomotorische Aktivität folgt dem Alternanstypus (ASCHOFF), das Hauptmaximum ist zu Ende, das Nebenmaximum zu Anfang der Aktivitätszeit, ein Zwischenmaximum ist mehr oder weniger ausgebildet. Der Alternanstypus scheint unter den Prosimiae weit verbreitet zu sein.
3. Nahrungsaufnahme, soziale Körperpflege und Sichputzen treten während der gesamten Aktivitätszeit auf. Die Häufigkeit der Nahrungsaufnahme und der sozialen Körperpflege nehmen zu Zeiten hoher lokomotorischer Aktivität zu, die Häufigkeit des Sichputzens tritt vermehrt zu Zeiten relativer lokomotorischer Inaktivität auf.
4. Harnwaschen und Fußreiben sind an lokomotorische Aktivität nicht gebunden, wenngleich die Häufigkeit des Fußreibens, eines Verhaltens, das vermehrt nur bei geschlechtsreifen Männchen auftrat, der Tagesrythmik zu folgen scheint.
5. Bei dem Verlauf der lokomotorischen Aktivität und der Häufigkeit der sozialen Körperpflege treten erhebliche individuelle Unterschiede auf, die eine Zusammenfassung der Werte der einzelnen Individuen problematisch erscheinen lassen.
6. Der Verlauf der Kurven in der Familiengruppe wird sichtlich durch Stimmungsübertragungen zwischen den Sozialpartnern bestimmt.
7. Die gewählte Methode und der verwandte Zeitraster beeinflussen quantitativ und qualitativ das Ergebnis der Untersuchung.

## Summary

*Activity rhythm in Galago crassicaudatus E. Geoffroy, 1812 (Prosimiae; Lorisiformes; Galagidae) in captivity*

Circadian (24 h) rhythms are common in most animals but besides the change of activity and inactivity there is also a rhythm in the activity time itself. The latter is the objective of this

study, which was carried out in seven individuals of *Galago crassicaudatus:* two solitary kept adult males and one family group consisting of an adult wild born pair and their three male offsprings (2½, 2, 0,9 years old).

This study revealed:

1. The beginning and the end of activity time are dependent on the annual season. Since the light varies with the annual season it became obvious that there is also a relation to light. However, no direct relation was found between beginning of the activity and the intensity of the light (measured in lux).
2. The general activity shows two main periods of intense activity, after sunset and before dawn. A third period of activity between the main periods is less distinct. Since the animals are more active in the period before dawn the type of activity can be called "Alternans" (Aschoff). This type of activity seems to be common under many prosimians.
3. The frequency of feeding and allogrooming increases with higher general activity. The frequency of autogrooming in contrast seems to correspond to general inactivity. In other words when the animals are inactive they are more involved in autogrooming. All of the three behaviour patterns however can be observed during the whole activity time. It was striking that in the family group the above-mentioned behaviour patterns showed in all of the animals minima and maxima at the very same time.
4. The "urine washing", common to loriside and cebide primates, and "foot rubbing", common to *Galago crassicaudatus* only, are not in relation to general activity. The foot-rubbing behaviour occurs in adult males, only increasing with the activity time. There is no relation between foot-rubbing and urine washing behaviour in the animals of the family group.
5. The curves of activity are individually very different. It was conspicious in general activity and allogrooming. Therefore it seems to be problematic to summarize the curves of all of the animals, as done by many authors.
6. In the family group, periods of high activity for one animal correspond to similar periods for the others; likewise with periods of low activity.

## Literatur

Aschoff, J. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. Handb. Zool. **8**, 11, 1—174.

Buettner-Janusch, J.; Andrew, R. J. (1962): The use of the incisors by Primates in grooming. Am. J. Phys. Anthrop. **20**, 127—129.

Charles-Dominique, P. (1972): Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). Z. Tierpsychol. Beiheft **9**, 7—41.

Drews, D. R. (1973): Group formation in captive *Galago crassicaudatus:* Notes on the dominance concept. Z. Tierpsychol. **32**, 425—435.

Ehrlich, A. (1968): Activity levels in prosimians. Folia primat. **8**, 72—76.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1953): Eine besondere Form des Duftmarkierens beim Riesengalago, *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812. Säugetierkdl. Mitt. **1**, 171—173.

Hofer, H. (1972): Prolegomena primatologiae. In Hofer, H., Altner, G. (Hrsg.): Die Sonderstellung des Menschen. Fischer: Stuttgart.

Lowther, F. de L. (1940): A study of the activities of a pair of *Galago senegalensis moholi* in captivity, including the birth and postnatal development of twins. Zoologica **25**, 433 to 462.

Martin, R. D. (1972): A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J. F. Miller 1777). Z. Tierpsychol. Beiheft **9**, 43—89.

Montagna, W., Yun, J. S. (1962): The skin of primates. VII. The skin of the great bushbaby *(Galago crassicaudatus).* Am. J. Phys. Anthrop. **20**, 149—166.

Petter, J. J.; Peyrieras, A. (1970): Nouvelle contribution à l'étude d'un lémurien Malgache, le Aye-Aye (*Daubentonia madascariensis* E. Geoffroy). Mammalia **34**, 167—193.

Pinto, D.; Doyle, G. A.; Bearder, S. K. (1974): Patterns of activity in three nocturnal prosimian species, *Galago senegalensis moholi, Galago crassicaudatus umbrosus*, and *Microcebus murinus murinus,* under semi-natural conditions. Folia primat. **21**, 135—147.

Sauer, E. G. F. (1974): Zur Biologie der Zwerg- und Riesengalagos. Z. Kölner Zoo **17**, 67—84.

Sauer, E. G. F.; Sauer, E. M. (1963): The South West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. J. sth. west Afr. sci. Soc., Windhoek **16**, 5—36.

Schoenholzer, L. (1959): Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren. Zool. Gart. NF **24**, 345—434.

Seitz, E. (1967): Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik dunkelaktiver Halbaffen der Unterfamilie Lorisinae (Flower et Lydekker 1891). In: Starck, Schneider und Kuhn (Hrsg.),

Progress in primatology, 1st Congress of the Int. Primat. Soc. Fischer: Stuttgart. S. 322 bis 326.
SPRANKEL, H. (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. **3**, 153—188.
SPRANKEL, H.; RICHARZ, K. (1976): Nicht-reproduktives Verhalten von *Tupaia glis* Diard, 1820 im raum-zeitlichen Bezug. Eine quantitative Analyse. Z. Säugetierkunde **41**, 77—101.
WELKER, C. (1972): Aufzucht des Halbaffen *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae) im Familienverband. Folia primat. **18**, 379—389.
— (1973): Ethologische Bedeutung des Harnwaschens von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae). Folia primat. **20**, 429—452.
— (1974): Verhaltensphysiologische Untersuchungen an *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae) in Gefangenschaft. Beiträge zum Fortpflanzungs- und Sozialverhalten, Harnwaschen, zur angeborenen Lerndisposition und Aktivitätsrhythmik aus vergleichend-ethologischer Sicht. Inaugural-Dissertation Gießen.
— (1975): Beiträge zum Sozialverhalten von *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812 (Lorisiformes: Galagidae) in Gefangenschaft. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **68**, 143.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. CHRISTIAN WELKER, Zoologie und Vergl. Anatomie, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Straße 40, D-3500 Kassel

# Zur Systematik der *Pitymys multiplex-Pitymys liechtensteini*-Gruppe (Mammalia: Rodentia)

Von G. STORCH und H. WINKING

*Eingang des Ms. 30. 1. 1976*

## Einleitung

MALEC und STORCH (1968) fanden am Monte Baldo bzw. im Etschtal (Prov. Trento, Italien) zwei großwüchsige *Pitymys*-Populationen mit einem normalis-Muster der $M^3$, die unter vergleichbaren ökologischen Verhältnissen nur wenige km voneinander entfernt lebten und trotzdem morphologische Unterschiede erkennen ließen. Um die damals getroffene Arbeitshypothese, daß hier verschiedene Arten vorliegen, zu überprüfen, wurden Populationen aus den italienischen Südalpen karyologisch untersucht. Die Befunde von H. WINKING schienen die Annahme zu bestätigen, indem Populationen westlich des Etschtals den aus den Westalpen bekannten *multiplex*-Karyotyp (MATTHEY 1955; MEYLAN 1970) aufwiesen, und andererseits Populationen aus dem Etschtal sowie weiter östlich davon den Karyotyp von *P. liechtensteini* aus dem Velebit-Gebirge, Kroatien (PETROV und ZIVKOVIĆ 1971), zeigten. Allerdings wurde dann aber auch ein im Karyogramm intermediäres Tier in der Etschtalpopulation festgestellt (Abb. 1).

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 78—88

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Es erschien daher lohnend, Material aus möglichst großen Teilen der Areale von *P. multiplex* und *P. liechtensteini* morphologisch und metrisch auf die Frage hin zu untersuchen, inwieweit hier durchgehend Entsprechungen zu den karyologischen Unterschieden vorliegen würden. Von Vorteil war, daß zytotaxonomisch sicher bestimmte Proben vorhanden waren; dies gilt besonders auch gegenüber der gebietsweise sympatrischen Art *P. subterraneus*.

## Verbreitung

Die vertikale Verbreitung (Abb. 1) umfaßt im gesamten Areal praktisch alle Stufen (vgl. PETROV und ZIVKOVIĆ für Kroatien; MALEC und STORCH für das Trentino; BROSSET und HEIM DE BALSAC (1967) für das Vercors-Massiv). Voraussetzung sind Biotope mit saftiger Krautvegetation und nicht zu festem Erdreich. Sie können sich in Matten und Wiesen, in Nadel-, Misch- und Laubwäldern oder an Ufern von Flüssen und kleinen Bächen befinden.

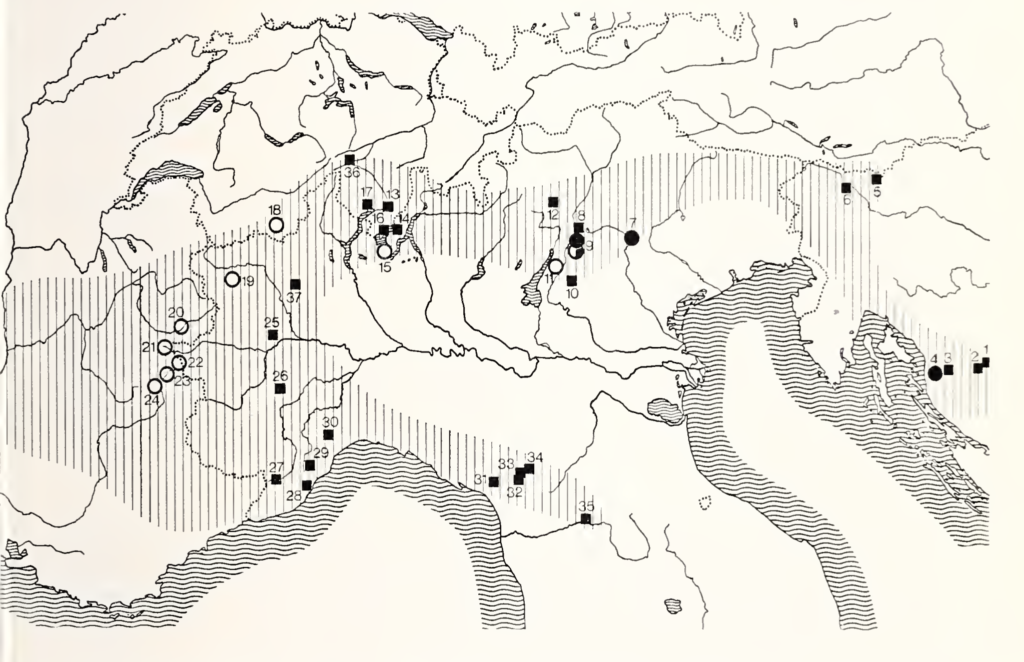



*Abb. 1.* Verbreitung von *Pitymys multiplex* — *P. liechtensteini.* Schraffiert = Vorkommen nach eigenem Material und nach BAUER (1962), DAL PIAZ (1929), MILLER (1912), PETROV und ZIVKOVIĆ (1971) und SAINT GIRONS (1973). Der Schraffur zugrunde liegende Randpunkte aus der Literatur sind nicht gekennzeichnet. ● = Populationen mit *liechtensteini*-Karyotyp; ○ = Populationen mit *multiplex*-Karyotyp; ◐ = Individuum mit *liechtensteini* × *multiplex*-Karyotyp; ■ = berücksichtigtes Material: 1 = Plitvice; 2 = Vrhovine; 3 = Krasno; 4 = Zavizan; 5 = Jerzersko; 6 = Bohinjska-Bistrica; 7 = Primolano — M. Grappa; 8 = Mattarello; 9 = Calliano; 10 = M. Lessini; 11 = M. Baldo; 12 = Mad. di Campiglio; 13 = Bellinzona; 14 = Porlezza; 15 = Brusata; 16 = Pazzallo; 17 = Locarno; 18 = Zermatt; 19 = Valnontey; 20 = Aussois; 21 = Col du Lautaret; 22 = Montgenèvre; 23 = Briançon; 24 = Les Alberts; 25 = Leini; 26 = Ceresole d'Alba; 27 = Monesi; 28 = Albenga; 29 = Osiglia; 30 = Dego; 31 = M. Pisanino; 32 = Alpe Tre Potenze; 33 = Abetone; 34 = M. Cimone; 35 = Brozzi; 36 = Airolo; 37 = Biella

## Morphologie

### Material

In die morphologische Untersuchung, auch in dieses Verzeichnis, sind nur die nach der Ausladung der Jochbögen, Ausprägung der occipitalen Knochenkämme etc. als in etwa adult anzusehenden Tiere aufgenommen. Hingegen liegen der Verbreitungskarte auch sicher bestimmbare jugendliche Stücke zugrunde. SMF = Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt a. Main, B. M. = British Museum (Natural History).

Kroatien. SMF 42381: Plitvice. — B. M. 37.4.16.52: Krasno, Velebit. — B. Petrov, Beograd, N 31/71: Zavizan, Velebit (*liechtensteini*-Karyotyp). — B. Dulić, Zagreb, 1139, 1537; Vrhovine. — 5 Schädel und 5 Bälge.

Slovenien. B. M. 47.1048: Bohinjska-Bistrica. — B. M. 37.4.16.50: Jezersko. — 2 Schädel und 2 Bälge.

Provinzen Belluno, Trento und Verona. SMF 44431—3, 44435—7, 44974, 44977—8, 44980: Primolano — M. Grappa (*liechtensteini*-Karyotyp). — SMF 25504—8, 39985—6, 42279, 42302: Calliano (2 Individuen mit *liechtensteini*-Karyotyp, 1 Individuum (42302) mit *liechtensteini x multiplex*-Karyotyp). — Milano, ohne Nr.: Mattarello. — Stuttgart 15329: Mad. di Campiglio. — Verona 616—7/71, Bonn 72/162, 72/165: Bosco — S. Giorgio, Campofontana, Velo/M. Lessini. — SMF 25492, 25494—503, 39353—4, 42389, 44966—8; Verona 286/69, 291/69, 296—8/69, 300/69, 309/69, 316/69, 319—20/69, 322/69, 324/69, 330/69, 445/70, 569/71, 571—2/71: M. Baldo (*multiplex*-Karyotyp). — 61 Schädel und 55 Bälge.

Ticino. SMF 5744—5: Bellinzona. — Genève 777.54: Porlezza. — B. M. 5.8.2.12: Locarno. — Paris 5026: Pazzallo. — Stuttgart 15320—2, 15324: Porlezza. — J. Niethammer, Bonn, 1481: Airolo. — 10 Schädel und 8 Bälge.

West-Alpen. Bonn 72/173, 72/185—6, Verona 1117/72, 1128/72, 1135/72, 1146/72: Valnontey/Gran Paradiso (*multiplex*-Karyotyp). — 8 Schädel und 4 Bälge. — H. Winking, Bonn, 268: Valnontey/Gran Paradiso (*multiplex*-Karyotyp). — J. Niethammer, Bonn, 326—7: Montgenèvre (*multiplex*-Karyotyp). — 3 Schädel und 3 Bälge.

Piemont. Milano (4), (5): Ceresole d'Alba. — Verona 541/71: Leini. — Genova 35290: Biella. — 4 Schädel und 4 Bälge.

Ligurischer Apennin. J. Niethammer, Bonn, 1623, 1633, 1936, 1938—9, 1941—3: Monesi, Dego, Osiglia, Albenga. — 8 Schädel und 8 Bälge.

Etruskischer Apennin. Milano, ohne Nr.: Brozzi, Firenze. — Verona 449/70: M. Pisanino. — K. Bauer, Wien, 60/93, 60/114—5, 60/143: Alpe Tre Potenze, Abetone. — J. Niethammer, Bonn, 289, 1482—4: Abetone, M. Cimone. — 10 Schädel und 9 Bälge.

### Ergebnisse und Diskussion

Schädel und Molaren: Merkmale, die vor allem Kratochvil (1970) zur Abgrenzung von *Pitymys*-Arten benutzt und die auch Petrov und Zivković (1971) zur Kennzeichnung von *P. liechtensteini* aus Jugoslawien heranziehen, lassen keine diagnostisch verwertbaren Unterschiede im Gesamtareal beider Taxa erkennen. Soweit die Materialmenge zu einer Aussage reicht, gilt dies selbst für die Häufigkeitsverteilung von Varianten.

Das dorsale Schädelprofil ist in der Regel leicht konvex (Abb. 2—3), in 4 % annähernd gestreckt und nur in 2 % in der Interorbitalregion leicht konkav. — Die verlängerte Kauflächenlinie der oberen Molaren schneidet bei seitlicher Betrachtung des Schädels den ventralen Gehörkapselbereich nur wenig bis mittel stark. Meistens schieben sich zwei Keile der Frontalia zwischen Nasalia und Praemaxillaria ein (Abb. 4); sie können winzig sein und fehlen in 6 %, auch zytotaxonomisch bestimmter Tiere, völlig (Abb. 5). Bei Betrachtung des Unterkiefers von aboral ist die Außenkontur des Proc. articularis ein sanfter Bogen (42 %), oder sie ist schwach (44 %) bis mittel stark (14 %) geknickt.

Am $M^2$ liegt in 11 % eine angedeutete *agrestis*-Schlinge vor (Abb. 6). Am $M^3$ ist ein normalis-Muster (Abb. 7) die Regel. In sehr wenigen Fällen ist eine vierte Labialantiklinale angedeutet (Abb. 8), oder die hintere Lingualantiklinale ist ± stark in

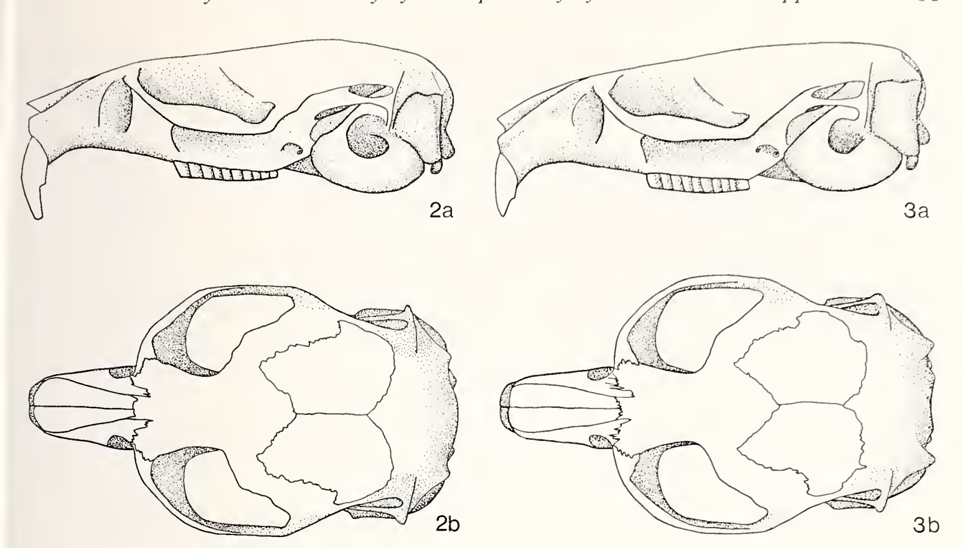



*Abb. 2—3. Pitymys multiplex — P. liechtensteini.* Schädel in Ansicht von der Seite und von oben. 2 = Tier aus einer Population mit *multiplex*-Karyotyp vom M. Baldo, Trento (SMF 25499); 3 = Tier mit *liechtensteini*-Karyotyp von Primolano, Prov. Belluno

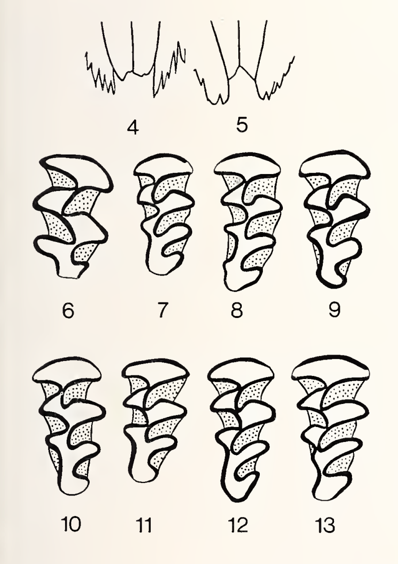



*Abb. 4—5. Pitymys multiplex — P. liechtensteini.* Verlauf der Nähte zwischen Nasalia, Praemaxillaria und Frontalia bei zwei Exemplaren von Calliano, Trento. 4 = Norm (SMF 42302); 5 = Exemplar ohne Keile der Frontalia zwischen Nasalia und Praemaxillaria (SMF 25507). — *Abb. 6—13. Pitymys multiplex — P. liechtensteini.* 6 = $M^2$ mit angedeuteter *agrestis*-Schlinge (SMF 44967; M. Baldo, Trentino); $M^3$ mit 7 = normalis-Muster (SMF 44977; Primolano, Prov. Belluno); 8 = mit angedeuteter vierter Labialantiklinale (SMF 44968; M. Baldo, Trentino); 9 = mit reduzierter aboraler Lingualantiklinale, Annäherung an simplex-Muster (Stuttgart 15324; Porlezza, Lago di Lugano); $M^3$ mit 10 = 3 voneinander abgeschlossenen Dentinfeldern (SMF 5744; Bellinzona, Ticino); 11 = 4 Dentinfeldern (SMF 39354; M. Baldo, Trento); 12 = 5 Dentinfeldern (SMF 44966; M. Baldo, Trentino); 13 = 6 Dentinfeldern (Milano; Mattarello, Trentino).
(Abb. 1—13: Angelika Helfricht)

Richtung auf die simplex-Form reduziert (Abb. 9). Die Zahl der voneinander getrennten Dentinfelder auf der Kaufläche des $M^3$ variiert von 3—6: 3 Dentinfelder (Abb. 10) = 10 %, 4 (Abb. 11) = 49 %, 5 (Abb. 12) = 39 % und 6 (Abb. 13) = 2 %.

Färbung: Die Rückenfärbung variiert vor allem im gelblich-braunen bzw. rötlichbraunen Anteil, wobei sich insgesamt aber eine mosaikartige Verteilung bestimmter Farbtöne im Gesamtareal beider Taxa abzeichnet. Die Bauchfärbung variiert in allen einigermaßen ausreichend belegten Populationen von weißlich- bzw. schiefergrau bis schwach gelblich bzw. stark ockergelb überflogen. Auch der Anteil bestimmter Varianten ist in Populationen des gesamten Verbreitungsgebiets nicht auffällig verschie-

**Schädelmaße von *Pitymys multiplex-P. liechtensteini.*** Bei mehr als 2 Werten pro Maß nach dem Muster $\frac{\bar{x}}{n/\text{Min-Max}}$ aufgeführt.

| Herkunft | Cbl | MastB | HkH⁻ | HkH⁺ | JbB | IoB | OZr.Alv | Dia | For.inc.L | UZr.Alv | NasL | M1L |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Zavizan/Velebit-Geb., Kroatien *liechtensteini*-Karyotyp | 24.4 | 11.9 | 6.8 | 8.5 | 14.3 | 4.1 | 6.4 | 7.3 | 4.4 | 6.0 | — | 2.7 |
| Velebit-Geb. — Plitvice, Kroatien | 23.9<br>4/23.3—25.2 | 11.9<br>4/11.2—12.3 | 6.7; 6.5 | 8.6<br>3/8.0—9.2 | 14.2<br>4/13.7—15.2 | 3.9<br>4/3.8—4.0 | 6.2<br>4/5.8—6.3 | 7.1<br>4/6.8—7.4 | 4.4<br>4/3.9—4.6 | 5.8<br>4/5.4—6.1 | 6.8<br>4/6.6—6.9 | 2.7<br>4/2.6—2.8 |
| Slovenien | 23.5; — | 11.9; — | 6.9; — | 8.7; — | — ; — | 4.1; 3.8 | 5.9; 5.9 | 7.0; 7.4 | 4.4; 4.4 | 5.4; 5.7 | 6.9; 6.6 | 2.6; 2.5 |
| Primolano-M. Grappa, Prov. Belluno *liechtensteini*-Karyotyp | 24.4<br>8/23.6—25.6 | 12.4<br>7/11.8—12.8 | 6.7<br>7/6.3—7.0 | 8.5<br>7/8.1—8.8 | 14.9<br>7/14.5—15.5 | 3.9<br>7/3.8—4.0 | 6.0<br>10/5.6—6.3 | 7.3<br>10/7.0—7.7 | 3.8<br>8/3.4—4.1 | 5.7<br>10/5.4—6.0 | 6.7<br>9/6.5—7.5 | 2.7<br>10/2.5—2.9 |
| Calliano, Prov. Trento | | | | | | | | | | | | |
| 1. *liechtensteini* × *multiplex*-Karyotyp | — | — | — | — | 15.0 | 3.9 | 6.5 | 7.7 | 4.4 | 6.2 | 7.1 | 3.0 |
| 2. *liechtensteini*-Karyotyp | 25.7 | 12.5 | 6.7 | 8.5 | 14.7 | 4.0 | 6.4 | 7.8 | 4.3 | 6.2 | 7.1 | 2.9 |
| 3. karyologisch nicht untersuchte Tiere | 24.7<br>7/23.8—25.2 | 12.1<br>6/11.7—12.5 | 6.9<br>6/6.8—7.0 | 8.6<br>6/8.3—9.1 | 14.5<br>6/13.9—14.8 | 3.9<br>7/3.6—4.1 | 6.2<br>7/6.0—6.3 | 7.4<br>7/7.1—7.5 | 4.1<br>7/3.7—4.4 | 6.0<br>7/5.7—6.1 | 7.1<br>7/7.0—7.2 | 2.8<br>7/2.6—2.9 |
| Madonna di Campiglio, Prov. Trento | 24.7 | 11.9 | 6,9 | 8.5 | 14.9 | 3.7 | 6.1 | 7.5 | 4.1 | 5.8 | 6.9 | 2.8 |
| Mattarello südl. Trento, Prov. Trento | — | — | — | — | — | 3.7; 4.0 | 6.2; 6.2 | 7.4; 7.4 | 4.4; 4.1 | 5.9; 6.1 | — ; 6.8 | 2.7; 2.9 |
| M. Lessini, Prov. Verona | 24.8<br>3/24.0—25.8 | 12.3<br>3/12.0—12.7 | 6.5; 6.8 | 8.5<br>3/8.3—8.7 | 14.5<br>3/14.1—15.4 | 4.0<br>3/3.9—4.1 | 6.1<br>3/6.0—6.1 | 7.4<br>3/7.0—8.0 | 4.0<br>3/3.9—4.3 | 5.8<br>3/5.8—5.9 | 6.6<br>3/6.1—7.3 | 2.8<br>3/2.7—2.9 |
| M. Baldo, Prov. Trento u. Verona *multiplex*-Karyotyp | 24.0<br>30/23.3—25.9 | 11.8<br>29/11.3—12.5 | 6.8<br>25/6.3—7.2 | 8.3<br>27/7.8—8.6 | 14.1<br>30/13.4—15.2 | 3.7<br>31/3.3—4.0 | 6.0<br>34/5.8—6.4 | 7.2<br>34/6.9—7.8 | 4.0<br>34/3.5—4.3 | 6.0<br>34/5.7—6.4 | 6.1<br>34/5.8—6.8 | 2.8<br>34/2.6—3.0 |
| Gran Paradiso *multiplex*-Karyotyp | 24.1<br>8/23.5—24.7 | 11.6<br>6/11.3—12.0 | 6.3<br>7/6.2—6.4 | 7.8<br>7/7.7—8.1 | 13.9<br>7/13.3—14.2 | 3.8<br>7/3.7—4.0 | 6.1<br>8/5.8—6.3 | 7.3<br>8/6.8—7.5 | 4.0<br>8/3.7—4.2 | 5.9<br>8/5.6—6.2 | 6.2<br>7/6.0—6.5 | 2.7<br>8/2.5—2.9 |
| Montgenèvre, Hautes-Alpes *multiplex*-Karyotyp | — | — | — | — | 14.3 | 3.7 | 6.3 | 7.2 | 4.3 | — | 6.2 | — |
| Piemont | 24.2<br>3/23.9—24.6 | 11.8<br>3/11.8—11.9 | 6.7; 6.8 | 8.5<br>3/8.4—8.5 | 14.5; 14.8 | 3.9<br>3/3.8—4.0 | 6.3<br>3/6.1—6.5 | 7.2<br>3/6.9—7.5 | 4.0<br>3/3.5—4.6 | 6.1<br>3/5.9—6.4 | 6.5<br>3/6.0—7.0 | 2.8<br>3/2.8—2.9 |
| Ligurischer Apennin | 24.5<br>3/24.2—26.6 | 11.6; 12.1 | 6.5 | 8.2 | 14.7<br>4/14.2—15.0 | 3.9<br>7/3.6—4.1 | 6.3<br>7/6.1—6.6 | 7.3<br>7/7.0—7.5 | 4.1<br>7/3.8—4.5 | 6.1<br>7/5.8—6.5 | 6.7<br>7/6.4—7.0 | 2.9<br>7/2.8—3.0 |
| Etruskischer Apennin | 24.8<br>8/24.3—25.8 | 12.1<br>8/11.8—12.5 | 6.8<br>6/6.5—7.0 | 8.4<br>7/8.1—8.5 | 14.7<br>7/14.4—15.2 | 3.9<br>9/3.6—4.0 | 6.6<br>9/6.3—6.8 | 7.3<br>9/7.0—7.9 | 4.2<br>8/3.9—4.7 | 6.4<br>9/6.1—6.6 | 6.9<br>9/6.4—7.6 | 3.0<br>9/2.8—3.2 |

Cbl = Condylobasallänge; MastB = Mastoidbreite; HkH⁻ = Höhe der Hirnkapsel ohne Bullae; HkH⁺ = mit Bullae; JbB = Jochbogenbreite; IoB = Interorbitalbreite; OZr.Alv = obere Zahnreihe an den Alveolen gemessen; Dia = Diastemalänge; For.inc.L = Länge der Foramina incisiva; UZr.Alv = untere Zahnreihe an den Alveolen gemessen; NasL = Länge der Nasalia; M1L = Kauflächenlänge der $M_1$. Alle Werte in mm.

den. Für bemerkenswert halten wir, daß die Hinterfüße volladulter Tiere der Populationen aus dem Etschtal und weiter östlich (Primolano — M. Grappa, M. Lessini) dunkel gefärbt sind. Im übrigen Areal, auch demjenigen weiterer Populationen mit *liechtensteini*-Karyotyp (z. B. Velebit-Gebirge), sind sie hingegen weißlich. Das Tier mit intermediärem Karyogramm aus dem Etschtal ist ebenso hellfüßig.

Schädelmaße (s. Tab.): Die Schädelmaße lassen im Gesamtareal keine bedeutenden Unterschiede erkennen, auch nicht zwischen Populationen mit *liechtensteini*- und *multiplex*-Karyotyp. In viele der in der Maßtabelle aufgeführten Mittelwerte wie z. B. der Condylobasal-Länge oder Jochbogen-Breite geht die Alterszusammensetzung der jeweiligen Probe ein. Wichtiger sind hier die Maxima: Sie erreichen in einigermaßen ausreichend belegten Populationen jeweils ähnliche Werte. Ein Unterschied zwischen den jugoslawischen und italienischen Populationen mit *liechtensteini*-Karyotyp einerseits und den westlich anschließenden alpinen und apenninischen Populationen auf der anderen Seite könnte sich in der unteren Zahnreihen-Länge andeuten. Er kommt vor allem in den etwas höheren Maxima bei den letztgenannten zum Ausdruck, erlaubt aber keineswegs die alternative Zuordnung von Einzelstücken. Die Probe aus dem Nationalpark Gran Paradiso zeichnet sich durch relativ flache Hirnkapseln aus. Der Großteil der Tiere wurde unter erst auftauendem Schnee gefangen, und die winterliche Schädeldepression mußte sich nach Auskunft von Herrn Dr. F. Krapp in ihrem Sammeljahr besonders ausgewirkt haben.

Zitzenzahl: 4.

Die seinerzeit von Malec und Storch angeführten Unterscheidungs-Kriterien bestätigten sich zwar auch anhand von zusätzlichem Material für den engeren geographischen Grenzbereich zwischen dem *P. multiplex*- und dem *P. liechtensteini*-Karyotyp, nicht jedoch im Gesamtareal beider Taxa.

## Taxonomie

Von der Balkanhalbinsel südlich des in Abb. 1 dargestellten Areals wurden drei relativ hochschädlige Taxa mit normalis-$M^3$ beschrieben: *P. multiplex brauneri* V. und E. Martino 1926, Terra typica Kraljevo, Serbien. *P. mustersi* V. und E. Martino 1937, T. t. Korab Gebirge, Makedonien. *P. multiplex hercegoviniensis* V. und E. Martino 1940, T. t. Prenj-Gebirge, Hercegovina. Die zum Vergleich herangezogenen Paratypen (B. M. 27.5.31.17, B. M. 37.3.22.50 und B. M. 37.4.24.61) erlauben keine abschließende Bewertung des taxonomischen Status, jedoch glauben wir, die *P. multiplex-liechtensteini*-Gruppe ausschließen zu können.

Innerhalb des Areals der Abb. 1 sind 5 Taxa aufgestellt worden, die dem hier diskutierten Verwandtschaftskreis zugerechnet werden und denen vielfach Unterart- aber auch Artrang zugestanden wird: *P. multiplex* (Fatio, 1905), Terra typica Lugano, Ticino; *P. multiplex fatioi* Mottaz, 1909, T. t. Zermatt, Valais; *P. druentius* Miller, 1911, T. t. bei Barcelonette, Basses-Alpes; *P. fatioi orientalis* Dal Piaz, 1924, T. t .Campiglio, Trentino; *P. liechtensteini* Wettstein, 1927, T. t. bei Krasno, Velebit, Kroatien. Vier davon sind mit topotypischen Tieren belegt, *fatioi* allerdings nach unseren Kriterien nicht mit wirklich alten. Die bei der Aufstellung als diagnostisch angesehenen morphologischen Merkmale bewähren sich in unserem Material nicht (vgl. auch Bauer 1962). Auch *druentius,* von dem wir keine topotypischen Stücke sahen, scheint sich in gleicher Weise einzufügen (vgl. Saint Girons 1973).

Der Versuch einer Abgrenzung von Unterarten erscheint nicht zuletzt im Hinblick auf die karyologische Situation unangebracht. Aufgrund morphologischer Gesichtspunkte könnten in unserem Material nur die Populationen von Calliano/Etschtal und Primolano-M. Grappa (beide *liechtensteini*-Karyotyp) sowie von den M. Lessini

aufgrund ihrer dunklen Füße abgegrenzt werden. *Orientalis* aus dem westlichen Trentino wird als hellfüßig gekennzeichnet („piedi biancastri, in evidente contrasto con la tinta del dorso." Dal Piaz 1929, S. 133), und entsprechend verhält sich unser topotypisches Material. Unter Vorbehalt stellt Dal Piaz auch ein jugendliches Tier von Feltre, Provinz Belluno, hierher. Das ist wahrscheinlich nicht gerechtfertigt, denn Feltre liegt nur 6 Kilometer neben Arten, unserem Fundort dunkelfüßiger Tiere.

## Karyologie

Aus den italienischen Alpen konnten Karyotypen von *Pitymys multiplex* (vgl. Matthey 1955; Meylan 1970) und *Pitymys liechtensteini* (vgl. Petrov und Zivković 1971) nachgewiesen werden. Da die systematische Stellung von *P. liechtensteini* als nicht gesichert und seine Abtrennung von *P. multiplex* als vorläufig angesehen wurde (Petrow und Zivković 1971), soll dieser Teil der Arbeit mit Hilfe cytogenetischer Analysen an neuem Material zur Klärung der Beziehung von *P. multiplex* zu *P. liechtensteini* beitragen.

### Material und Methode

*multiplex*-Karyotyp (48 Chromosomen)

P 14 ♀ Monte Baldo, Prov. Verona
P 20 ♀ ebenso
P 66 ♀ Valnontey, Nationalpark Gran Paradiso, Prov. Aosta
P 67 ♀ ebenso
P 103 ♀ ebenso

*liechtensteini*-Karyotyp (46 Chromosomen)

P 29 ♂ Calliano, Etschtal, Prov. Trento
P 35 ♀ ebenso
P 71 ♂ Arsié, Prov. Belluno
P 102 ♂ ebenso
P 104 ♀ ebenso
P 105 ♂ ebenso
P 106 ♀ ebenso
P 76 ♀ Primolano, Prov. Belluno
P 72 ♀ Monte Grappa, Prov. Belluno
P 91 ♀ ebenso

*multiplex*-Karyotyp × *liechtensteini*-Karyotyp (Freilandbastard, 47 Chromosomen)

P 22 ♀ Calliano, Etschtal, Prov. Trento

Darstellungen von Mitosechromosomen wurden mit Hilfe einer Knochenmarkdirektmethode gewonnen (Winking und Niethammer 1970). Meiosepräparationen wurden nach den Methoden von Evans et al. (1964) und Meredith (1969) angefertigt. Die Färbung erfolgte mit essigsaurem Orcein. Die Chromosomen sind nach abnehmender Größe im Karyogramm angeordnet, wobei die nicht-akrocentrischen Autosomen am Anfang stehen. Den Abschluß bilden jeweils die Heterosomen.

### Ergebnisse und Diskussion

Die Abgrenzung von *P. multiplex* und *P. liechtensteini* war in einem Falle nicht möglich. Aus diesem Grunde sollen die Karyogramme beider Formen hier dargestellt werden.

*P. multiplex* besitzt 48 Chromosomen mit einer NF-Zahl von 54. Das längste



*Abb. 14—16 (von links nach rechts).* Karyotypen von *Pitymys*-♀♀. 14 = *multiplex;* 15 = intermediär zwischen *multiplex* und *liechtensteini;* 16 = *liechtensteini*




*Abb. 17.* Karyotyp und Diakinese eines *liechtensteini*-♂ mit subakrocentrischem Y-Chromosom. Arsié, Prov. Belluno

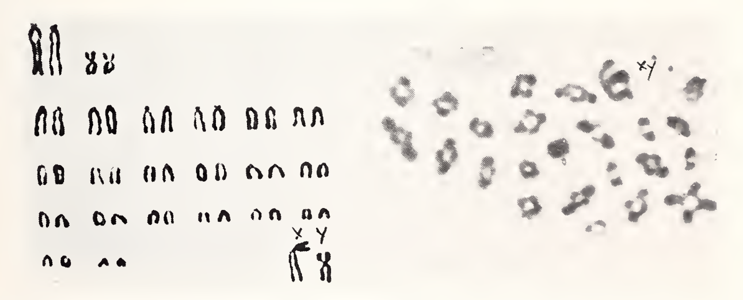



*Abb. 18.* Karyotyp und Diakinese eines *liechtensteini*-♂ mit submetacentrischem Y-Chromosom. Calliano, Prov. Trento

Autosom ist subakrocentrisch, ein mittelgroßes metacentrisch. Alle anderen liegen akrocentrisch vor. Das X-Chromosom ist subakrocentrisch, das Y-Chromosom akrocentrisch (Abb. 14). *P. liechtensteini* weist 2n = 46 Chromosomen bei einer Armzahl von 52 auf. Das längste Autosomenpaar hat eine subakrocentrische Form, ein mittelgroßes kann als metacentrisch angesprochen werden. Die submetacentrischen X-Chromosomen erreichen die Größe des längsten Autosomenpaares (Abb. 16). Das Y-Chromosom tritt in 2 Formen auf, subakrocentrisch und submetacentrisch. Die beiden Y-Chromosomentypen zeigen in der Meiose ein unterschiedliches Paarungsverhalten, der subakrocentrische eine End-zu-End-Assoziation (Abb. 17), der submetacentrische

hingegen eine seitliche Paarung (Abb. 18). Ein Vergleich der Karyotypen von *P. multiplex* und *P. liechtensteini* zeigt, daß nicht nur in der Anzahl, sondern auch in der Form einiger Chromosomen Unterschiede bestehen. Das längste Autosomenpaar besitzt bei *P. multiplex* einen längeren zweiten Arm als das vergleichbare von *P. liechtensteini*. Ein Autosomenpaar mit kleinem, aber deutlichem zweiten Arm, wie es bei *P. liechtensteini* vorkommt, fehlt bei *P. multiplex*. In Anlehnung an Petrov und Zivković (1971), die dieses subakrocentrische Autosomenpaar als einarmig ansahen, ist es in den vorliegenden Karyogrammen unter die akrocentrischen Autosomen eingereiht (Abb. 16, zweite Reihe, viertes Chromosomenpaar). Der auffälligste Unterschied besteht in der Länge und der Form der Heterosomen. *P. liechtensteini* zeigt ein großes submetacentrisches X-Chromosom und ein submetacentrisches bzw. subakrocentrisches Y-Chromosom, *P. multiplex* dagegen ein etwa um $^1/_3$ kleineres submetacentrisches X-Chromosom und ein akrocentrisches Y-Chromosom.

Ein ♀ (Freilandfang aus Calliano) weist mit 47 eine intermediäre Chromosomenzahl zwischen *P. multiplex* und *P. liechtensteini* auf. Da außerdem alle charakteristischen Chromosomenmerkmale beider Formen jeweils in der Einzahl auftreten, kann dieses Tier als $F_1$-Bastard angesprochen werden (Abb. 15).

Der Nachweis eines Freilandfangs mit Bastardcharakter deutet auf eine nahe Verwandtschaft, möglicherweise sogar auf die Zugehörigkeit dieser Karyotypformen zur selben Art hin, so daß eine Entwicklung aus einem gemeinsamen Grundkaryotyp anzunehmen ist. Die Tatsache, daß die höhere Chromosomenzahl von 48 mit den kleineren Heterosomen, die niedrigere von 46 mit den großen Heterosomen gekoppelt ist, legt die Vermutung nahe, daß der 46er Karyotyp durch Translokation eines Autosomenpaares auf die Heterosomen aus dem 48er Karyotyp entstanden ist. Daß hierbei homologe Chromosomen transloziert wurden, geht aus den Paarungsformen der Diakinese hervor, die durch 22 Bivalente und den Y-X-Komplex charakterisiert ist. Translokationen von Autosomensegmenten auf Heterosomen spielen z. B. auch innerhalb der Gattung *Mus (Leggada)* eine Rolle (Matthey 1966; Jotterand 1972). Eine umgekehrte Entwicklung ist dagegen als unwahrscheinlich anzusehen. Die Unterschiede in der Centromerlage zweier Autosomenpaare zwischen *P. multiplex* und *P. liechtensteini* sowie die Y-Chromosomenform von *P. liechtensteini* können als Folge pericentrischer Inversionen gedeutet werden. Neben der Robertson'schen Fusion (Meylan 1970) sind damit Translokationen von Autosomen auf Heterosomen und pericentrische Inversionen Faktoren der Evolution der Karyotypen innerhalb der Gattung *Pitymys*. Die Frage, ob es sich bei *P. liechtensteini* um eine eigenständige Art handelt, kann erst nach Klärung der Häufigkeit der Bastardierung mit *P. multiplex* sowie der Überprüfung der Fertilität der Bastarde beantwortet werden.

## Danksagung

Den Frankfurter Kollegen Dr. H. Felten, Dr. D. Kock, Dr. F. Malec und cand. nat. I. Vesmanis sowie Herrn Dr. F. Krapp, Bonn, schulden wir herzlichen Dank für die uneigennützige Unterstützung bei der Feldarbeit. Vergleichsmaterial stellten dankenswerterweise zur Verfügung: Dr. K. Bauer, Naturhistorisches Museum, Wien, Dr. F. Baud, Muséum d'Histoire naturelle, Genève, Dr. L. Cagnolaro, Museo Civico di Storia naturale, Milano, Dr. G. B. Corbet und Dr. J. E. Hill, British Museum, Natural History, London, Dr. F. Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Prof. Dr. B. Dulić, Zagreb, Prof. Dr. H. Kahmann, München, Dr. F. Krapp, Museum A. Koenig, Bonn, und Museo Civico di Storia naturale, Verona, Prof. Dr. J. Niethammer, Bonn, Dr. B. Petrov, Beograd, Dr. F. Petter, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, und Prof. Dr. E. Tortonese, Museo Civico di Storia naturale, Genova.

### Zusammenfassung

Es wurde Schädel- und Balgmaterial aus großen Teilen der Areale von *Pitymys multiplex* und *P. liechtensteini* untersucht; es erwies sich morphologisch und metrisch als relativ einheitlich. Es konnten keine Merkmale gefunden werden, die durchgehend mit dem *P. multiplex*- oder dem *P. liechtensteini*-Karyotyp korrespondieren. Es werden Angaben zur Variabilität von Schädel- und Zahnmerkmalen sowie zur Gesamtverbreitung gemacht.

Karyologische Untersuchungen wurden gezielt in den italienischen Südalpen als dem Grenzgebiet zwischen *multiplex*- und *liechtensteini*-Karyotyp unternommen. Im Etschtal und weiter östlich wurde nur der für *P. liechtensteini* beschriebene Karyotyp gefunden, westlich davon nur der von *P. multiplex*. Von einer Kontaktstelle zwischen den beiden Arealen bei Calliano stammt ein Tier, das als $F_1$-Bastard zwischen *liechtensteini*- und *multiplex*-Karyotypträgern gedeutet werden muß. Ob beide Karyotypen schon verschiedene Arten repräsentieren, können erst weitere Karyogramme aus sympatrischen Vorkommen klären. Die Abweichungen im Karyotyp werden auf Translokationen von Autosomen auf die Heterosomen sowie pericentrische Inversionen zurückgeführt. Das Y-Chromosom von *P. liechtensteini* tritt in zwei Formen auf: Subakrocentrisch und submetacentrisch.

### Summary

*On the systematics of the Pitymys multiplex-P. liechtensteini-group*

Skulls and skins from wide parts of the ranges of distribution of *Pitymys multiplex* and *P. liechtensteini* do not exhibit remarkable differences in morphological features and in size. No criteria corresponding exclusively with the *multiplex*- or the *liechtensteini*-karyotype could be found. Data on the variability of skull- and tooth-features and on the geographical distribution are given.

Karyological studies were made in the Italian southern Alps being the meeting ranges of the *multiplex*- and *liechtensteini*-karyotype. In the valley of the Adige and east of it there could be only found the *liechtensteini*-karyotype and west of it only the *multiplex*-karyotype. One animal from a geographical region of contact near Calliano has to be interpreted as $F_1$-hybrid. More karyotypes from regions of sympatric occurrence must show wether both karyotypes represent two different species. The deviations of the karyotype are explained by translocations of autosomes to the heterosomes as well as by pericentrical inversions. The Y-chromosome of *P. liechtensteini* is found in two forms: subakrocentric and submetacentric.


### Literatur


Bauer, K. (1962): *Microtus multiplex,* ein neues Säugetier der österreichischen Fauna. Ann. naturhist. Mus. Wien **65**, 71—80.

Brosset, A.; Heim de Balsac, H. (1967): Les micromammifères du Vercors. Mammalia **31**, 325—346.

Dal Piaz, G. B. (1929): I mammiferi fossili e viventi delle Tre Venezie. Studi Trentini **10**, 89—134.

Evans, E. P.; Breckon, G.; Ford, C. E. (1964): An air-drying method for meiotic preparations from mammalian testes. Cytogenetics **3**, 289—294.

Jotterand, M. (1972): Le polymorphisme chromosomique des *Mus (Leggadas)* africains. Cytogénétique, zoogéographie, évolution. Rev. suisse Zool. **79**, 287—359.

Kratochvil, J. (1970): *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam. Rodentia). Acta Sci. nat. Acad. Sci. Bohemoslovacae, Brno, N. S. **4**, 1—63.

Malec, F.; Storch, G. (1968): Insektenfresser und Nagetiere aus dem Trentino, Italien (Mammalia: Insectivora und Rodentia). Senckenbergiana biol. **49**, 89—98.

Matthey, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. Rev. suisse Zool. **62**, 163—206.

— (1966): Le polymorphisme chromosomique des *Mus* africains du sous-genre *Leggada.* Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. Rev. suisse Zool. **73**, 585—607.

Meredith, R. (1969): A simple method for preparing meiotic chromosomes from mammalian testis. Chromosoma **26**, 254—258.

Meylan, A. (1970): Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). Rev. suisse Zool. **77**, 562—575.

— (1972): Karyotypes de quelques hybrides interspécifiques de *Pitymys* (Mammalia, Rodentia). Experientia **27**, 1507—1511.

PETROV, B.; ZIVKOVIĆ, S. (1971): Zur Kenntnis der *Pitymys liechtensteini* Wettstein, 1927 (Rodentia, Mammalia) in Jugoslawien. Arh. biol. nauk., Beograd, **23**, 31—32.
WINKING, H.; NIETHAMMER, J. (1970): Der Karyotyp der beiden kleinen iberischen *Pitymys*-Arten (Mammalia, Rodentia). Bonn. zool. Beitr. **21**, 284—289.
SAINT GIRONS, M.-C. (1975): Les mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée). Paris: Doin.

*Anschriften der Verfasser:* Dr. GERHARD STORCH, Forschungs-Institut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt a. M.; Dr. HEINZ WINKING, Institut für Pathologie der Medizinischen Hochschule, Kronsforder Allee 71—73, D-2400 Lübeck

# Der rudimentäre hintere Extremitätengürtel des Pottwals (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758), seine Variabilität und Wachstumsallometrie

Von PETRA DEIMER

*Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft der Universität Hamburg*

*Eingang des Ms. 8. 3. 1976*

## Einleitung

Die Säugetiere haben sich bekanntlich im Mesozoikum aus landlebenden Reptilien entwickelt, und es besteht kein Zweifel, daß vorwiegend oder rein aquatisch lebende Säuger sekundär zum Wasserleben übergegangen sind. Unter diesen nehmen Wale eine besonders extreme Stellung ein, insofern, als sie ausgesprochene Hochseeformen entwickelt haben. Damit geht eine erhebliche Umkonstruktion des Säugeorganismus einher. Die horizontale Schwanzflosse dient als Hauptlokomotionsorgan und der hintere Extremitätengürtel ist bis auf in der Rumpfmuskulatur verborgene Knochenelemente reduziert.

Bereits seit DARWIN (1872) ist bekannt, daß sich degenerative Merkmale vor konstruktiven, also adaptiven Merkmalen im engeren Sinne durch eine erhöhte Variabilität auszeichnen. Nach bisherigen Befunden scheinen auch die Hinterextremitäten der Wale variabel zu sein. Diese sind in ihrer heutigen Beschaffenheit nach einer Phase rasch fortschreitender Rückbildung im Eozän seit dem Oligozän, also seit etwa 30 bis 40 Millionen Jahren, weitgehend unverändert übernommen worden. Die Frage ist, ob der Reduktionsprozeß zum Stillstand gekommen ist, wobei die Größen- und Formvariabilität der Beckenrudimente weiter besteht.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 88—101

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Morphologie der Hinterextremität

Wale weisen bekanntlich keinen eigentlichen Beckengürtel, sondern lediglich rudimentäre Beckenknochenelemente auf, die im wesentlichen seitens folgender Autoren beschrieben werden: Struthers (1881, 1893), Abel (1907), van Deinse (1931, 1954), Grieg (1904), Perrin (1972), Berzin (1972), van Bree (1973), Heyerdahl (1973), De Smet (1975).

Die langgestreckten Rudimente sind gerade bis deutlich gekrümmt, im Querschnitt rundlich bis abgeflacht, von Anfang bis Ende entweder von gleicher Stärke oder aber trommelschlägelförmig, spatel- oder sogar schaufelförmig (Abb. 1, 2, 3). Vielfach haben sie ihre größte Breitenausdehnung auch im mittleren Bereich (Abb. 2a, 3a). Beim herangewachsenen geschlechtsreifen Tier bestehen die Rudimente des hinteren Extremitätengürtels in der Regel aus einem einheitlichen Knochenelement, dem allerdings an den Enden etwas Knorpelsubstanz ansitzen kann (Abb. 1, 3c). Nur in Ausnahmefällen macht die Knorpelsubstanz den größeren Teil der Rudimente aus. Allerdings scheinen die Beckenrudimente mancher weiblicher Tiere des Genus *Mesoplodon* niemals zu verknöchern (De Smet 1975).

Die Reduktion des Beckengürtels scheint bei den Zahnwalen ungleich weiter fortgeschritten zu sein als bei den Bartenwalen. Insgesamt läßt sich sagen, daß die Rudimente lediglich stabförmig sind, wobei sie gerade, einfach gebogen oder mehrfach gekrümmt sein können (Abel 1907; van Deinse 1954; Perrin 1972; van Bree 1973; De Smet 1975).

Vielfach finden sich, insbesondere im lateralen Bereich und teilweise durch Ligamente mit dem Hauptteil verbunden, weitere ein bis zwei erheblich kleinere Knorpel- oder Knochenreste von rundlicher, keulen- oder auch hantelförmiger Gestalt (Abb. 1, 2d, e, 3c).

Ganz allgemein wird der Hauptteil bzw. der alleinige Teil des Rudimentes als Überrest des Beckens angesehen, während die manchmal vorkommenden anhängenden Knorpel- bzw. Knochenstücke als Extremitätenreste, und zwar als Femur bzw. Femur + Tibia, gedeutet werden (Struthers 1881, 1893; Abel 1907). Zwar läßt das einheitliche, vorwiegend knöcherne Beckenrudiment kaum mehr mit Sicherheit eine Entscheidung zu, welche Beckenteile (Ischium, Ilium, Pubicum) darin eingegangen sind, aber Abel (1907) nimmt an, daß sich zwei oder sogar alle drei der ursprünglichen Beckenknochen sozusagen nahtlos in dem Rudiment vereinigen. Abel (1907) begründet seine Interpretation damit, daß sich der heutige Zustand des Beckenrudimentes mit Hilfe einer phylogenetischen Reihe zur Beckenreduktion der Sirenen ableiten läßt, wobei Ilium, Ischium und Pubicum in das letztlich stabförmige Knochenrudiment eingehen.

## Material und Methoden

Im nordatlanischen Bereich wird der Pottwalfang fast nur noch von wenigen Landfangstationen aus betrieben. Aufgrund eines besonderen Entgegenkommens des Kommandanten E. Reis von der Walfangstation Caniçal, Madeira, und aufgrund der freundlichen Vermittlung durch Herrn G. Maul, Direktor des Museo Municipal von Funchal, Madeira, konnten in der Zeit von Oktober 1973 bis August 1974 82 Beckenknochen von 41 frischgefangenen Tieren entnommen werden. Die Wale wurden von motorgetriebenen Langbooten aus mit Handharpunen und Lanzen erlegt. Vor der Verarbeitung wurde mit einem Bandmaß zunächst die Normallänge (vom Vorderrand des Rostrums bis zum Einschnitt der Fluke) in gerader Linie gemessen (Peters 1938). Anschließend würde mit einem jederseits halbkreisförmigen tiefen Schnitt mit Hilfe eines Flensmessers die äußere Genitalöffnung bis zu einer Tiefe von 50 cm entnommen. Die Becken liegen in diesem Stück jederseits der Medianlinie von Muskel- und Fasermaterial derart eingeschlossen, daß sie mit ihrem Hinterende die Grenze zwischen der 10 bis 20 cm starken Blubberschicht erreichen, am Vorderende aber durch eine ähnlich starke Schicht von Muskulatur von der Speckschicht getrennt bleiben

(Abb. 7). Durch vorsichtiges Präparieren wurden die Weichteile in etwa zweistündiger Arbeit von den Skelettelementen entfernt. Dabei war es nicht immer möglich, eindeutig zwischen dem festen, die Knochen einschließenden Fasermaterial und den an beiden Enden aufsitzenden Knorpelkappen zu unterscheiden, so daß diese nur unvollständig präpariert werden konnten. Aus dem gleichen Grunde mögen ebenfalls einige knorpelige Femurrudimente verlorengegangen sein. Jedes präparierte Knochenpaar wurde sofort markiert und mit den Längen- und geschätzten Altersangaben und unter Eintragung des Geschlechtes protokolliert. Danach wurden die Knochen oberflächlich getrocknet, aber keineswegs entfettet, so daß Form- und Größenveränderungen der teilweise spongiösen Knochen vermieden werden konnten. In diesem Zustand wurden die Knochen jeweils von verschiedener Seite photographiert und außerdem in ihrer geraden Linie vermessen. Bei letzterem blieben gelegentlich vorhandene flache Knorpelkappen unberücksichtigt. Exakte Altersbestimmungen (Zahl der Corpora lutea, nach Jonsgård 1969; Zahl der Dentinschichten, nach Nishiwaki und Yagi 1954 und Nishiwaki et al. 1958) ließen sich leider nicht vornehmen, da es das Aufarbeiten der Tiere in unzumutbarer Weise verzögert hätte.

## Morphologie und Größenvariabilität des Pottwalbeckens

Die Gestalt des Pottwalbeckens ist ungewöhnlich variabel (Abb. 1, 2, 3). Das ist vor allem durch den wechselhaften Durchmesser und die vielfältige Krümmung bzw. Verdrehung des Knochens bedingt. Generell aber kann man sagen, daß das Hinterende breiter bzw. massiver ist als das Vorderende, d. h. der Knochen verjüngt sich nach vorne. Dementsprechend sind die Rudimente keulen-, spatel- oder trommelschlägelförmig. Allerdings zeigt das Becken in einigen Fällen eine Form, die an diejenige des Finnwalbeckens erinnert (Struthers 1893; Abel 1907), d. h. es ist durch einen ventrolateralen Höcker in einen vorderen schlanken Abschnitt und einen hinteren massiveren, meist abgeplatteten Abschnitt unterteilt (Abb. 1). Diese Gestalt erlaubt es, im Vergleich zu den Bartenwalen, eine nähere Bezeichnung der Einzelabschnitte vorzunehmen, nämlich den vorderen schlanken Abschnitt als Ilium, den hinteren breiten als Ischium und den Höcker als Pubicum zu bezeichnen (Abel 1907). Vor allem auch bei den von Abel (1907) beschriebenen Exemplaren läßt sich diese Untergliederung vornehmen, wobei die Knochen außerdem außen konvex und innen konkav sind, also einen gleichartigen, wenn auch manchmal schärferen Bogen als beim Finnwal beschreiben. Besonders in solchen Fällen kommt zu der durch die vorwiegend dorsoventrale Abplattung der Knochen entstandenen Zweikantigkeit im Bereich des Iliumendes eine dorsale (stumpfe) Kante hinzu, so daß der Knochen hier dreikantig wird.

Wenn auch das Pubicum wie bei Bartenwalen und manchen Pottwalexemplaren sich noch deutlich ausprägt, so ist es doch immer von allen drei Teilelementen das am stärksten reduzierte und wird beim Pottwal über einen kaum mehr erkennbaren Höcker schließlich völlig rückgebildet (Abb. 2a, b, 3a, c und Abb. 2c, e, 3b, d).

Abel (1907) beschreibt an einem der von ihm untersuchten Rudimente, das ihm lediglich in Form von photographischen Abbildungen vorgelegen hat, ein ungewöhnlich großes Acetabulum, nicht in dem Winkel zwischen Ilium und Pubicum, sondern zwischen Ischium und Pubicum, dessen „Grenzen scharf sind" und das „schlüsselförmig vertieft ist". An diesem Acetabulum soll jeweils ein knöchernes Femurrudiment eingelenkt gewesen sein, das in seiner Längserstreckung unter die Ventralseite des Knochens eingeschlagen und rostrad ausgerichtet war. An dem dieser Arbeit zugrundeliegenden Material läßt sich in keinem Fall ein Rest des Acetabulums mit einiger Sicherheit beobachten, auch wenn häufig Femurrudimente gefunden werden, die spongiös verknöchert oder nur knorpelig vorkommen (Abb. 1, 2d, e, 3c). Solche größeren verknöcherten Femurrudimente werden aber insbesondere dann beobachtet, wenn das Pubicum völlig verschwunden ist (Abb. 2d, e). Außerdem befinden sich diese in ihrer normalen Lage in bezug auf das Femurrudiment nicht ventral, sondern dorsolateral, meist nahe dem Hinterende (Abb. 1).

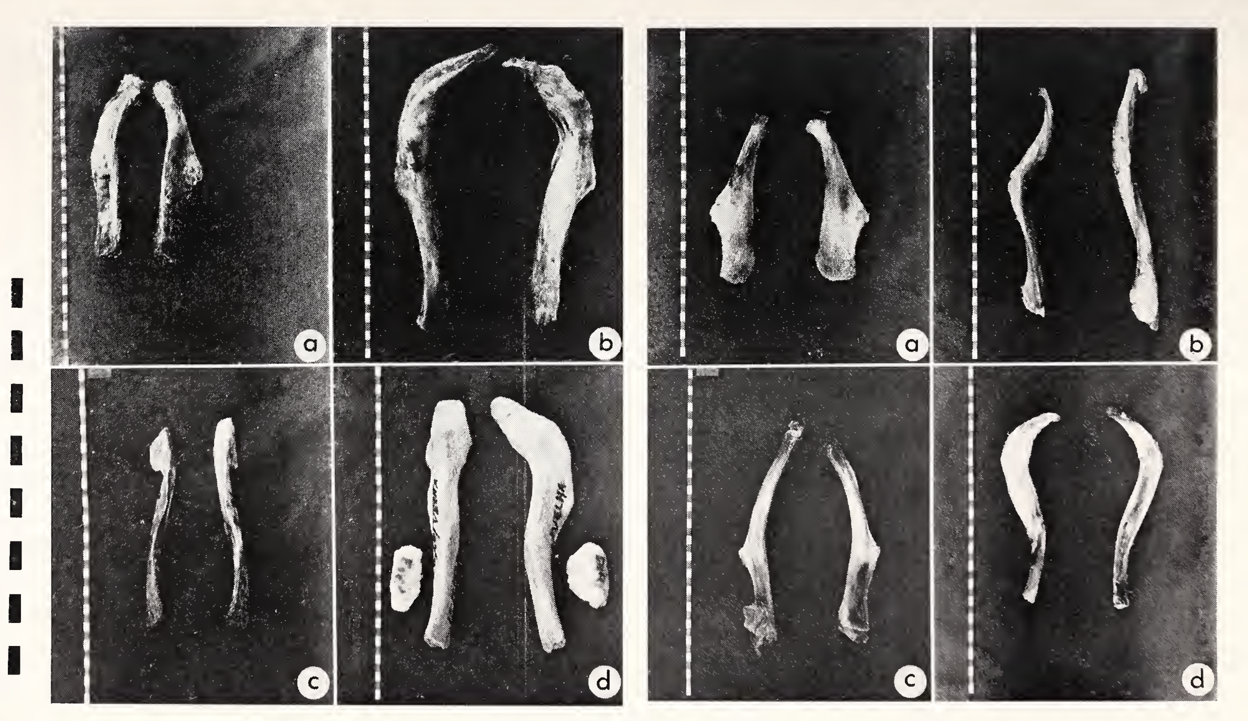



*Abb. 1.* Zeichnung eines rechten männlichen Beckenknochens mit Knorpelkappen und aufsitzendem Femurrudiment (von lateral)

*Abb. 2.* Photographische Darstellungen von 4 männlichen Beckenknochenpaaren in natürlicher Körperlage von dorsal. *a* (Nr. 22 in Tab. 1): Ilium, Ischium und Pubicum sind im Sinne ABELS (1907) erkennbar. *b* (Nr. 16 in Tab. 1): Die Knochen sind stark gekrümmt. *c* (Nr. 8 in Tab. 1): Dorsal verläuft eine scharfe Kante, das Pubicum ist völlig rückgebildet. *d* (Nr. 5 in Tab. 1): Neben den extrem spongiösen Beckenknochen ist jeweils ein Femurrudiment ausgebildet.

*Abb. 3.* Photographische Darstellungen von 4 weiblichen Beckenknochenpaaren in natürlicher Körperlage von dorsal. *a* (Nr. 9 in Tab. 2): Ilium, Ischium und Pubicum sind im Sinne ABELS (1907) erkennbar (vgl. Abb. 2a). *b* (Nr. 7 in Tab. 2): Der linke Knochen ist stark gekrümmt und beide sind verdreht. *c* (Nr. 2 in Tab. 2): Den Ischia sitzen Knorpelkappen auf und das linke Ischium trägt ein ansitzendes Femurrudiment (vgl. Abb. 1) *d* (Nr. 8 in Tab. 2): Die Knochen sind stark gekrümmt und Einzelabschnitte sind nicht zu erkennen.

Bei vergleichender Betrachtung der Beckenrudimente von Männchen (Abb. 2) und Weibchen (Abb. 3) sind bezüglich der Gestalt keine eindeutigen geschlechtsgebundenen Unterschiede festzustellen. Dies schließt nicht völlig aus, daß feinere Unterschiede zwischen den Geschlechtern dennoch bestehen, die sich allein mit dem Auge aber nicht erfassen lassen. Immerhin wird Geschlechtsdimorphismus bei Foeten von *Balaenoptera musculus* und *Balaenoptera physalus* (Hosokawa 1951), bei Eubalaena glacialis (Omura et al. 1971), bei *Balaenoptera acutorostrata* (Heyerdahl 1973), bei *Phocoena phocoena* (van Bree 1973) und bei *Mesoplodon* (De Smet 1975) angenommen.

Von den 25 gefangenen und vermessenen Pottwalmännchen waren 23 mehr als 10 m groß und dürften nach Nishiwaki et al. (1958) und nach Berzin (1972) als vollkommen geschlechtsreif angesehen werden. Das gleiche gilt für die erbeuteten Weibchen von in jedem Falle mehr als 8,50 m Normallänge. Lediglich zwei Männchen (8,50 m und 8,70 m) sind von einer Größe, die sie wohl noch nicht als geschlechtsreif ausweist. Bei allen diesen Tieren waren die Beckenrudimente weitgehend verknöchert, d. h. in der Länge der Beckenrudimente machten die Knorpelkappen nur 5 bis 10 % aus, weshalb die Größe des Restknorpels also kaum in auffälliger Weise von der Größe der Tiere abhängig sein kann.

Setzt man die Länge der Beckenknochen in Beziehung zur Größe der Tiere, so ist zu erkennen, daß trotz einer erheblichen Streuung der Beckengröße diese mit dem Längenwachstum der Tiere deutlich zunimmt (Abb. 4, 5). Erwartungsgemäß erfolgt das Wachstum von Körper (x) und Beckenrudiment (y) in annähernd konstanten Proportionen und läßt sich demnach durch die Allometriegleichung $y = b \cdot x^a$ bzw. im doppellogarithmischen Koordinatensystem durch eine Gerade von der Gleichung $\log y = \log b + a \log x$ beschreiben. Dabei gibt die Allometriekonstante a die relative Wachstumsgeschwindigkeit an, indem sie die Steigerung der Geraden bezeichnet; die Konstante b bestimmt die Größe von y, wenn $x = 1$.

Es wurden nach Formel

$$b = \frac{\varepsilon y - a \varepsilon x}{n} \quad ; \quad a = \frac{n \varepsilon x y - (\varepsilon x)(\varepsilon y)}{n \varepsilon x^2 - (\varepsilon x)^2}$$

die Allometriegeraden (Regressionsgeraden) für folgende Gruppen berechnet (Standardprogramm Wang 700, 1970)[1]:

| | |
|---|---|
| Männchen, rechtes Rudiment | (Tab. 1, Abb. 4) |
| Männchen, linkes Rudiment | (Tab. 1, Abb. 4) |
| Weibchen, rechtes Rudiment | (Tab. 2, Abb. 5) |
| Weibchen, linkes Rudiment | (Tab. 2, Abb. 5) |
| Männchen insgesamt | (Tab. 1, Abb. 6) |
| Weibchen insgesamt | (Tab. 2, Abb. 6) |

In allen Fällen besteht eine signifikante Korrelation zwischen Becken- und Körpergröße (Tab. 1, 2). Dabei weichen die beiden jeweiligen Geraden für Männchen rechts, links bzw. Weibchen rechts, links kaum voneinander ab, d. h. sie sind nicht signifikant verschieden ($p > 0,5$) (Abb. 4, 5). Es besteht also bezüglich der Größe des Beckenrudimentes keinerlei Asymmetrie, wie sie von Abel (1907) insbesondere für den Finnwal vermutet worden ist.

Dagegen scheint ein geschlechtsgebundener Unterschied im Wachstum der Beckenrudimente durchaus möglich zu sein. In dem vermessenen Größenbereich, also bei (fast) geschlechtsreifen Tieren, wachsen die Beckenrudimente, nach den berechneten Allo-

[1] In die Berechnung sind zusätzlich 4 Tiere eingegangen, deren Maße der Literatur (Abel 1907; Ogawa und Kamiya 1957) entnommen wurden und als solche sowohl in den Abbildungen als auch in den Tabellen kenntlich gemacht worden sind.

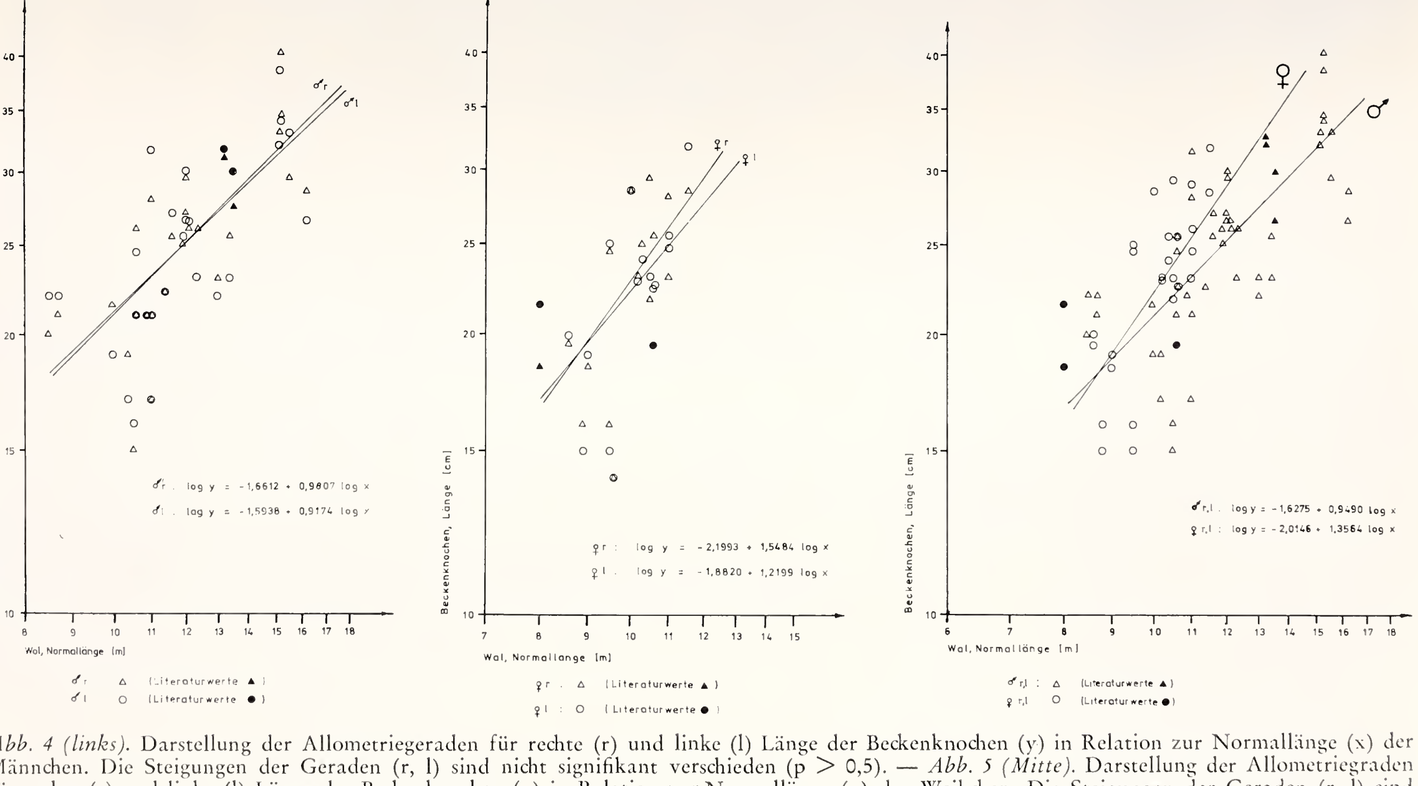



*Abb. 4 (links).* Darstellung der Allometriegeraden für rechte (r) und linke (l) Länge der Beckenknochen (y) in Relation zur Normallänge (x) der Männchen. Die Steigungen der Geraden (r, l) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$). — *Abb. 5 (Mitte).* Darstellung der Allometriegraden für rechte (r) und linke (l) Länge der Beckenknochen (y) in Relation zur Normallänge (x) der Weibchen. Die Steigungen der Geraden (r, l) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$). — *Abb. 6 (rechts).* Darstellung der Allometriegeraden für die Länge der Beckenknochen insgesamt (r+l) (y) in Relation zur Normallänge (x) der Männchen und Weibchen. Die Steigungen der Geraden (♂, ♀) sind nicht signifikant verschieden ($p > 0{,}5$)

metriegeraden zu urteilen, bei den Männchen nahezu isometrisch oder genauer gesagt schwach negativ allometrisch (a = 0,95) im Vergleich zur Körperlänge. Bei den Weibchen aber nehmen die Hüftbeine erheblich schneller an Größe zu, verändern sich nämlich deutlich positiv allometrisch (a = 1,36). Bei 11 m großen Tieren sind demnach die Hüftbeine der Weibchen um durchschnittlich ca. 10% größer als die der Männchen (Tab. 1, 2, Abb. 6).

Allerdings ergibt eine statistische Prüfung, daß die Steigerungen der Allometriegeraden von Männchen und Weibchen (insgesamt) ebenfalls nicht signifikant verschieden sind ($p > 0,5$). Inwieweit dies lediglich auf ein statistisch gesehen unzureichendes Material zurückgeht, läßt sich nicht entscheiden. Es sei aber an dieser Stelle noch einmal daran erinnert, daß sich auch hinsichtlich der Form keinerlei augenfällige geschlechtsgebundene Unterschiede finden lassen.

*Tabelle 1*

**Gemessene Daten der Männchen**

| Nr. (♀♀) | Normallänge (x) m | Beckenlänge ($y_1$) rechts cm | Beckenlänge ($y_2$) links cm |
|---|---|---|---|
| 1 | 10,50 | 15,0 | 16,0 |
| 2 | 10,60 | 21,0 | 21,0 |
| 3 | 11,60 | 25,5 | 27,0 |
| 4 | 15,20 | 34,5 | 34,0 |
| 5 | 16,20 | 28,5 | 26,5 |
| 6 | 12,30 | 26,0 | 23,0 |
| 7 | 12,10 | 26,0 | 26,5 |
| 8 | 13,00 | 23,0 | 22,0 |
| 9 | 13,40 | 25,5 | 23,0 |
| 10 | 10,00 | 21,5 | 19,0 |
| 11 | 11,00 | 17,0 | 17,0 |
| 12 | 10,90 | 22,0 | 22,0 |
| 13 | 11,40 | 22,5 | 22,5 |
| 14 | 10,40 | 19,0 | 17,0 |
| 15 | 11,90 | 25,0 | 26,0 |
| 16 | 15,50 | 29,5 | 33,0 |
| 17 | 15,20 | 40,3 | 38,5 |
| 18[1] | 13,20 | 32,0 | 32,7 |
| 19[1] | 13,50 | 27,5 | 30,0 |
| 20 | 11,00 | 28,0 | 31,5 |
| 21 | 12,00 | 27,0 | 26,5 |
| 22 | 11,00 | 21,0 | 21,0 |
| 23 | 10,60 | 25,5 | 24,5 |
| 24 | 12,00 | 29,5 | 30,0 |
| 25 | 8,50 | 20,0 | 22,0 |
| 26 | 8,70 | 21,0 | 22,0 |
| 27 | 15,10 | 33,0 | 32,0 |
| $ny_1 + ny_2 = 54$ | | $ny_1 = 27$ | $ny_2 = 27$ |
| $a = 1,6275$ | | $a = 1,6612$ | $a = 1,5938$ |
| $b = 0,9490$ | | $b = 0,9807$ | $b = 0,9174$ |
| $t = 7,1994$ | | $t = 5,5628$ | $t = 4,5237$ |
| $p < 0,001$ | | $p < 0,001$ | $p < 0,001$ |

[1] Literaturwerte aus ABEL 1907

*Tabelle 2*

Gemessene Daten der Weibchen

| Nr. (♂♂) | Normallänge (x) m | Beckenlänge ($y_1$) rechts cm | Beckenlänge ($y_2$) links cm |
|---|---|---|---|
| 1 | 10,00 | 28,5 | 28,5 |
| 2 | 10,30 | 25,0 | 24,0 |
| 3 | 10,50 | 21,8 | 23,0 |
| 4 | 10,50 | 29,4 | — |
| 5 | 11,50 | 28,5 | 31,9 |
| 6 | 10,20 | 23,1 | 22,9 |
| 7 | 11,00 | 29,1 | 24,6 |
| 8 | 10,60 | 22,6 | 22,6 |
| 9 | 9,00 | 18,4 | 19,0 |
| 10[1] | 8,00 | 18,5 | 21,5 |
| 11 | 11,00 | 23,0 | 26,0 |
| 12[2] | 10,60 | — | 19,5 |
| 13 | 10,60 | 25,5 | 22,5 |
| 14 | 9,60 | 14,0 | 14,0 |
| 15 | 9,50 | 24,5 | 25,0 |
| 16 | 8,80 | 16,0 | 15,0 |
| 17 | 8,60 | 19,5 | 20,0 |
| 18 | 9,50 | 16,0 | 15,0 |
| $ny_1 + ny_2 = 34$ | | $ny_1 = 17$ | $ny_2 = 17$ |
| $a = 2{,}0146$ | | $a = 2{,}1993$ | $a = 1{,}8820$ |
| $b = 1{,}3564$ | | $b = 1{,}5484$ | $b = 1{,}2199$ |
| $t = 4{,}1937$ | | $t = 3{,}4892$ | $t = 2{,}4686$ |
| $p < 0{,}001$ | | $p < 0{,}005$ | $p < 0{,}025$ |

[1] Literaturwert aus Abel 1907
[2] Literaturwert aus Ogawa 1953

## Muskelinsertion

Mit der Reduktion des Hinterextremitätengürtels ist natürlich die Rückbildung der dazugehörigen Muskulatur verbunden. Die gesamte zur Beinlokomotion gehörige Muskulatur fehlt bei den Walen völlig (Slijper 1936), wenn man von gelegentlichen Atavismen absieht, die neben einer Vermehrung der Skelettelemente auch zumindest die rudimentäre Ausbildung von einigen Muskeln, Nerven und Gefäßen beinhalten (Ogawa und Kamiya 1957). Bei den landlebenden Säugetieren dient das Becken außer als Ursprung der Beinmuskulatur auch als Ansatz für Muskeln verschiedener, nicht lokomotorischer Funktionen. Bei den Walen hat nun die Umkonstruktion der

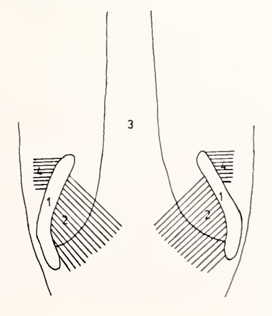



*Abb. 7.* Schemazeichnung eines männlichen Adultus mit Beckenknochen in natürlicher Körperlage (von dorsal). 1 = Beckenknochen; 2 = *Musculus ischiocavernosus*, die *Crura penis* bedeckend; 3 = Penis; 4 = lateral verlaufende Muskulatur




*Abb. 8.* Zeichnung der Beckenregion (rechte Seite) eines präparierten 46,2 cm großen männlichen Embryos (vgl. Abb. 9). 1 = Beckenknochen; 2 = *M. ischiocavernosus;* 3 = Penis; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani;* 6 = *M. retractor penis;* 7 = Hoden

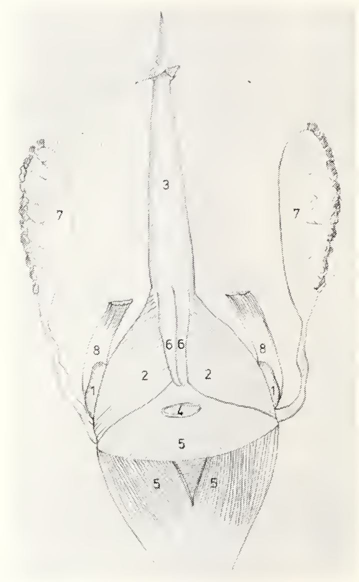



*Abb. 9.* Zeichnung der Beckenregion (Genitalregion) eines präparierten 46,2 cm großen männlichen Embryos (von ventral) (vgl. Abb. 8). 1 = Beckenknochen; 2 = *M. ischiocavernosus;* 3 = Penis; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani;* 6 = *M. retractor penis;* 7 = Hoden; 8 = Sehne des *M. rectus abdominis*

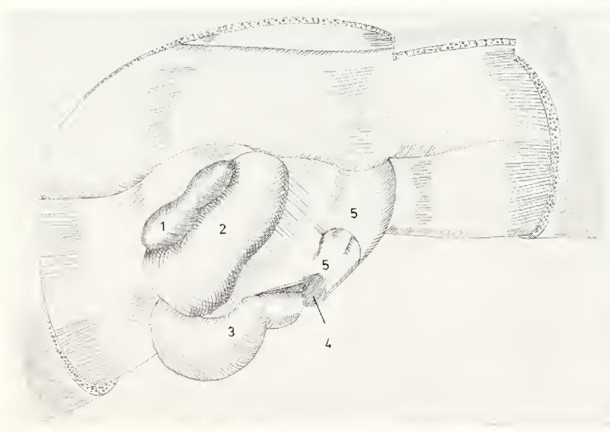



*Abb. 10.* Zeichnung der Beckenregion (linke Seite) eines präparierten 29 cm großen weiblichen Embryos. Erklärung der Ziffern: 1 = Beckenknochen; 2 = *M. erector clitoridis;* 3 = Clitoris; 4 = Anus; 5 = *M. levator ani*

Landsäugermorphologie zum torpedoartigen Schwimmkörper auch zu einer völligen Veränderung im Muskelapparat geführt (SLIJPER 1936). Durch den Auftrieb des Körpers im Wasser sind mancherlei Stützfunktionen der Muskulatur einerseits überflüssig geworden, andererseits hat sich als Hauptantrieb eine mächtige Schwanzmuskulatur entwickelt. Dies hat vermutlich das Becken als Widerpart vieler Muskeln überflüssig bzw. sogar ungeeignet werden lassen.

Nach wie vor steht das Becken in Beziehung zum Genitalapparat (STRUTHERS 1881, 1893; SLIJPER 1936; HARRISON 1969; GREEN 1972; BERZIN 1972). Beim Männchen beginnen die Crura penis am hinteren medianen Teil der beiden Beckenknochen (Abb. 7). Dabei werden sie von dem Musculus ischiocavernosus (M. erector penis) eingeschlossen. Dieser flächige Muskel entspringt über die gesamte Länge der Hüftbeinrudimente (STRUTHERS 1881; GREEN 1972) (Abb. 8, 9). Er findet sich in etwa gleicher Größe und gleichem Verlauf bei den Weibchen, wo er entsprechend seiner Funktion Musculus erector clitoridis genannt wird (NICKEL-SCHUMMER-SEIFERLE 1960) (Abb. 10). Außerdem wird das Becken noch von dem Musculus levator ani berührt, der von der Schwanzwirbelsäule herkommt, den Anus einschließt und sich hier mit dem Musculus sphincter ani vereinigt (SLIJPER 1936). Bei den Mystacoceti und beim Pottwal von den Odontoceti soll außerdem der Musculus rectus abdominis, der in der ventralen Medianen verläuft und im Bereich des Urogenitalapparates zur Schwanzwirbelsäule zieht, über eine sich abspaltende Sehne mit dem Hüftbeinrudiment in Verbindung treten (SLIJPER 1936) (Abb. 9).

## Embryonalentwicklung

Die Ontogenese der Extremitäten der Wale, insbesondere der Hinterextremitäten, ist vorwiegend an Finnwal, Blauwal (HOSOKAWA 1951), Buckelwal (OGAWA 1953) und verschiedenen Delphinen (OGAWA 1953; HOSOKAWA 1955; SINCLAIR 1962) untersucht worden und kann hier durch eigene Beobachtungen am Pottwal ergänzt werden. In allen Fällen wird beobachtet, daß sich Vorder- und Hinterextremitäten auf dem frühesten Stadium ihrer Entstehung in grundsätzlich gleicher Weise anlegen (SLIJPER 1952). Bei einem 15 mm langen, also sehr jungen Walembryo findet man Vorder- und Hinterextremität als rundliche, aber doch schon leicht spatelförmig dorsoventral abgeflachte Extremitätenknospen angelegt. Allerdings bleiben die Hinterextremitäten schon in der Anlage größenmäßig hinter den Vorderextremitäten zurück.

Das frühe Wachstum der Vorderextremität ist im wesentlichen positiv allometrisch und entspricht über eine gewisse Strecke völlig dem landlebender Säuger, d. h. es gliedert sich zunächst von der Extremitätenknospe durch eine quere Ringfurche ein Handkomplex von einem Ober-Unterarmkomplex ab. Erst von diesem Stadium ab divergiert die Entwicklung von landlebenden Säugetieren und Walen. Während bei den Landsäugern Ober- und Unterarm zu langen hebelartigen Gliedern werden, bleiben diese beiden Teile der Walextremität sehr kurz und gedrungen. Die distale Aufgliederung der Handfläche bleibt bei den Walen im Ansatz stecken und verschwindet schließlich wieder, woraus sich die glattrandige flossenartige Vorderextremität ergibt.

Die von Beginn an bestehende Größendiskrepanz zwischen der vorderen und der hinteren Extremitätenknospe der Wale wird mit der Entwicklung des Embryos immer deutlicher. Die Extremitäten bleiben im Wachstum immer mehr zurück. Das umliegende Körpergewebe wächst offenbar erheblich schneller als die Extremitätenknospen. Das demnach stark negativ allometrische Wachstum der Hinterextremitäten führt sehr bald dazu, daß sie sich nicht mehr über die Körperoberfläche erheben, d. h. keine erhabenen Anlagen mehr bestehen. Bereits bei einem 25 mm großen Pottwalembryo sind keine Extremitäten mehr von außen zu beobachten. Die weitere relativ geringe

Differenzierung der Hinterextremitäten geschieht unter der eigentlichen glatten Körperoberfläche. Bei einem 29 cm großen Pottwalembryo ließ sich in dem betreffenden Bereich lediglich ein länglich-ovoides Knorpelstück von 5 mm Länge entdecken (Abb. 10). Wenn man davon ausgeht, daß die Differenzierung des Beckengürtelrudimentes in der gleichen Weise geschieht wie bei den Vorderextremitäten, nämlich von proximal nach distal, so könnte man vermuten, daß es sich hierbei bereits um das unaufgegliederte Hüftbeinrudiment handelt. Ein sich ausbildender Femur dürfte dann erst deutlich später in Erscheinung treten. Ältere Embryonen (Größe 35,5 cm, 46,2 cm, 56 cm), die schon über längere Zeit fixiert gewesen waren, ließen bei der Präparation, möglicherweise wegen der Härte des Materials, keine weiteren Details erkennen (Abb. 8, 9).

## Diskussion

Aufgrund der vorstehend geschilderten Befunde am Pottwal lassen sich zur ontogenetischen Entwicklung der Hinterextremitäten folgende verallgemeinernde Angaben machen: die erste Anlage der Hinterextremitäten geschieht gleichzeitig mit der Ausbildung der vorderen Extremitätenknospen. Allerdings bleiben die hinteren Extremitätenknospen bereits in der Anlage größenmäßig deutlich (ca. um die Hälfte) gegenüber den Vorderextremitäten zurück. Der von Beginn an bestehende Größenunterschied wird mit der Entwicklung des Embryos immer stärker. Die hinteren Extremitätenanlagen wachsen sogar langsamer als das umliegende Gewebe und lassen sich deshalb bereits bei nur wenige Zentimeter großen Embryonen äußerlich nicht mehr erkennen.

Eingehende Befunde über die spätembryonale und früh post-embryonale Entwicklung der Hinterextremitäten fehlen. Eigene Untersuchungen erbrachten lediglich ein länglich ovoides Knorpelstück im subkutanen Bereich der hinteren Extremität, wobei es sich vermutlich bereits um das einheitliche, später verknöchernde Hüftbeinrudiment handelt.

Reihenuntersuchungen an halbwüchsigen bis ausgewachsenen Exemplaren von *Balaenoptera physalus* (Abel 1907), von *Balaenoptera acutorostrata* (Heyerdahl 1973), von *Phocoena phocoena* (van Bree 1973) und von *Physeter macrocephalus* (eigene Befunde) haben grundsätzlich zu gleichen Ergebnissen geführt: Während der Spätentwicklung besteht der hintere Extremitätengürtel im wesentlichen nur noch aus jederseits einem stabförmigen weitgehend verknöcherten Element, das sich in ventrolateraler Lage in der Muskulatur des Genitalbereiches fast parallel zur Längsachse des Körpers erstreckt. Dieses Element, das keinerlei Verbindung zur Wirbelsäule hat, hat sich aufgrund eines anatomischen Vergleichs mit dem abgestuft rudimentären Beckenknochen und Extremitäten von fossilen und rezenten Sirenen als ein Verschmelzungsprodukt aus Ilium, Ischium und Pubicum erwiesen (Abel 1907). Obwohl grundsätzlich, wie gesagt, stabförmig, ist die Form durch verschiedenerlei Krümmungen, Kanten und Höcker im Detail sehr variabel. Mit diesem bis maximal 50 cm (Finnwal) langen Knochen ist in einem Teil der Fälle ein kugelförmiges bis ovoides erheblich kleineres Knorpel- oder Knochenstück ligamentös verbunden, das Femurrudiment.

Heyerdahl (1973) setzt bei subadulten bis adulten Zwergwalen die Länge der Beckenrudimente in Beziehung zur Körperlänge, wobei sich ergibt, daß bei einer Verdoppelung der Körpergröße sich die Länge der Hüftbeine nahezu versechsfacht, also letztere ein stark positiv allometrisches Wachstum zeigen. Bei einer Übertragung seiner Werte in das doppeltlogarithmische System läßt sich überschlagsweise eine Allometriekonstante von ca. 2,75 bestätigen. Eine exakte Auswertung der betreffenden Messungen beim Pottwal führt zu einer Allometriekonstanten von 1,38 bei den Weibchen und von 0,95 bei den Männchen. Es liegt hier also nahezu isometrisches bis

deutlich positiv allometrisches Wachstum vor. Da davon auszugehen ist, daß nach der ersten Anlage der Hinterextremitäten durch ein offensichtlich negativ allometrisches Wachstum eine weitgehend frühe Rudimentation erfolgt, muß es während embryonaler oder aber postembryonaler Entwicklungsstadien zu einem starken Allometriesprung in positiver Richtung kommen.

Man könnte also aus dem positiv allometrischen Wachstum der Hüftbeine der Wale während spätererer Entwicklungsphasen folgern, daß die Rudimente nicht völlig funktionslos sind. Wie bereits erwähnt, dienen diese Skelettelemente als Insertionsfläche vor allem für den Musculus ischiocavernosus (M. erector penis) des Männchens und für den Musculus erector clitoridis des Weibchens. Dabei scheint die Größe der Skelettelemente von wesentlicherer Bedeutung zu sein als eine im Detail festgelegte Form.

Aufgrund funktionsbezogener Unterschiede zwischen dem Musculus erector penis und dem Musculus erector clitoridis würde man außerdem einen Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich ihrer Ansatzfläche der Hinterbeinrudimente vermuten. Einen derartigen Geschlechtsdimorphismus glauben manche Autoren auch in ihrem Material erkennen zu können (Hosokawa 1951; Omura et al. 1971); Berzin 1972; Heyerdahl 1973; van Bree 1973; De Smet 1975). Ebenso deutet sich in dem dieser Arbeit zugrundeliegenden Pottwalmaterial zumindest ein Größenunterschied zwischen weiblichen und männlichen Rudimenten an, der sich aber nicht eindeutig beweisen läßt. Allerdings läßt sich anhand dieses Materials die Aussage Berzin's (1972), die Knochen der Männchen seien "almost twice as large as those of the females", widerlegen.

## Danksagung

Diese Arbeit ist auf Anregung von Herrn Prof. Dr. N. Peters entstanden, und ich möchte Herrn Prof. Dr. N. Peters an dieser Stelle für die zahlreichen Ratschläge und die Betreuung während der Durchführung der Arbeit danken. Ich danke Herrn Dr. P. J. H. van Bree für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Weiterhin danke ich Herrn K. H. Siemers, Vorsitzender der „Hamburgisch Wissenschaftliche Stiftung“, für die finanzielle Unterstützung, die mir den notwendigen Aufenthalt auf Madeira ermöglichte.

## Zusammenfassung

Bei den Mystacoceti und den Odontoceti ist der hintere Extremitätengürtel ähnlich stark reduziert. Die beiden relativ kleinen stabförmigen, vorwiegend knöchernen Beckenrudimente liegen frei in der Rumpfmuskulatur, jeweils seitlich des Urogenialtraktes und zeichnen sich durch erhebliche Form- und Größenvariabilität aus.

Während die Beckenknochen der Zahnwale im allgemeinen noch etwas stärker reduziert sind als die der Bartenwale, ähnelt das Becken des Pottwals mehr dem der Bartenwale. Es läßt sich ebenfalls noch in einzelne Abschnitte (Ilium, Ischium, Pubicum) aufgliedern. Außerdem findet sich häufig ein anhängender kugelförmiger bis ovoider Femurrest.

Trotz erheblicher Streuung besteht beim Pottwal eine deutliche Relation zwischen Körper- und Beckenwachstum. Bei subadulten bis adulten Männchen verläuft das Längenwachstum des Beckenrudimentes nahezu isometrisch, bei den dazugehörigen Weibchen sogar deutlich positiv allometrisch in bezug auf die Körpergröße. Dieser Unterschied ist allerdings statistisch nicht signifikant; ebenso besteht kein auffälliger Geschlechtsdimorphismus hinsichtlich der Gestalt der Rudimente.

Im frühembryonalen Stadium werden äußerlich sichtbare Beinanlagen angelegt, die aber noch vor dem Erscheinen erster Skelettelemente rückgebildet werden. Das bedeutet, daß nach der ersten Anlage des hinteren Extremitätengürtels zunächst ein negativ allometrisches Wachstum einsetzt. Wahrscheinlich auf postembryonalem Stadium erfolgt ein starker Allometriesprung in positiver Richtung.

## Summary

*The rudimentary hind limbs of the Sperm Whale (Physeter macrocephalus Linnaeus, 1758), its variability and allometry of growth*

The hind limbs of both the Mystacoceti and Odontoceti are fairly equally reduced. The two relatively small rudimentary pelvic bones are suspended in the muscular tissue, unattached to the vertebral column, one on each side of the urogenital tract. Their size and shape are unusually variable.

Generally the pelvic bones of the Odontoceti are more reduced than those of the Mystacoceti, whereas the rudiment of the Sperm Whale sometimes shows a similarity of form to the pelvis of the Mystacoceti. This configuration allows for classification (ilium, ischium, pubicum). In many cases the pubicum can be seen clearly but it is always the most reduced one of the three elements. In the reference bone material there is no trace of an acetabulum. Sometimes femur rudiments are found, mostly near the hind end, which are porously ossified or just cartilaginous.

With regard to configuration there appears to be no difference between males and females.

In spite of a certain variability there is an obvious relation between the body length and the length of the pelvic bone. Whereas the bones of males show a negative allometric or almost isometric growth, the bones of the females seem to increase more quickly since they grow positivly allometric.

In the early embryological phase external hind limbs are extant which however recede beforge the skeleton begins to form. Hence it may be inferred that, after the first anlage of the hind limbs, there is an early rudimentation because of an obviously negative allometric growth, and there must be an allometric angle during the late embryonic or postembryonic stage into positive direction.


## Literatur


ABEL, O. (1970): Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. **81**, 139—195.

BERZIN, A. A. (1972): The Sperm Whale. Israel Progr. Scient. Transl.

BREE, P. J. H. VAN (1972): On the length and weight of the pelvic bones in the Harbour Porpoise, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758) in relation to age and sex. Lutra **15**, 8—12.

DARWIN, CH. (1872): The Origin of species. 2nd. ed. London: Oxford Univ. Press.

DEINSE, A. B. VAN (1931): De fossile en recente Cetacea van Nederland. I—II, 1—304, Diss. Utrecht. Amsterdam: H. J. Paris.

— (1954): The pelvic bones of *Physeter macrocephalus*. Zool. Med. **33**, 25—32.

GREEN, F. R. (1972): Observation on the anatomy of some Cetaceans and Pinnipeds. In: RIDGWAY, S. H., Mammals of the sea. Illinois, USA: Springfield.

GRIEG, J. A. (1904): Bidrag til kjendskaben om *Mesoplodon bidens*. Sow. Bergens Mus. Aarbog. **3**, 34—35.

HARRISON, R. J. (1969): Reproduction and reproductive organs. In: ANDERSEN, H. T., The biology of marine mammals. **8**, 253—295. New York and London: Acad. Press.

HEYERDAHL Jr., T. (1973): Sexual dimorphism and age criteria in the pelvic bones of the Mink Whale, *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède. Norw. J. Zool. **21**, 39—43.

HOSOKAWA, H. (1951): On the pelvic cartilages of the *Balaenoptera* foetuses, with remarks on the specifical and sexual difference. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **5**, 5—15.

— (1955): Cross-section of a 12 mm Dolphin embryo. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **10**, 1—68.

JONSGÄRD, A. (1969): Age determination of marine mammals. In: ANDERSEN, H. T., The biology of marine mammals. **1**, 1—28. New York and London: Acad. Press.

NICKEL, R.; SCHUMMMER, A.; SEIFERLE, E. (1960): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. I u. II. Berlin und Hamburg: Paul Parey.

NISHIWAKI, M.; YAGI, T. (1954): On the age-determination method of the toothed whale by the study of the tooth Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **5**, 399—404

NISHIWAKI, M.; OHSUMI, S.; HIBIYA, T. (1958): Age study of Sperm Whale based on reading tooth laminations. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **13**, 135—153.

OGAWA, T. (1953): On the presence and disappearance of the hind limb in the Cetaceans embryos. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **8**, 127—132.

OGAWA, T.; and KAMIYA, T. (1957): A case of Cachalot with protruded rudimentary hind limbs. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **12**, 197—208.

OMURA, H.; NISHIWAKI, M.; KASUYA, T. (1971): Further studies on two skeletons of the Black Right Whale in the North Pacific. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **23**, 71—81.

PERRIN, W. F. (1972): Variations and taxonomy of Spotted and Spinner Porpoises (genus *Stenella)* of the Eastern Tropical Pacific and Hawaii, I—XXI, 1—490, (unpubl. thesis, Los Angeles).
PETERS, N. (1938): Der neue deutsche Walfang. Dt. Naut. Z. Hamburg: Verlag Hansa, Carl Schroedter.
SINCLAIR, J. (1962): An early Dolphin embryo *(Stenella caeruleoalba)* in serial sections. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo **16**, 83—87.
SLIJPER, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita Zoologica 6 u. 7, 1—590.
— (1962): Whales. London: Hutchinson & Co.
SMET, W. M. A. DE (1975): On the pelvic girdle of Cetaceans of the genus *Mesoplodon* Gervais, 1850. Z. Säugetierkunde **40**, 299—303.
STRUTHERS, J. (1881): Bones, articulations and muscles of the rudimentary hind limb of the Greenland Right-Whale *(Balaena mysticetus)*. J. Anat. Phys. **15**, 141—174, 301—321
— (1893): On the rudimentary hind limb of a great Fin-Whale *(Balaenoptera musculus)* in comparison with those of the Humpback Whale and the Greenland Right-Whale. J. Anat. Phys. **27**, 291—335.

*Anschrift der Verfasserin:* Dipl.-Biol. PETRA DEIMER, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

# On former and recent strandings of cetaceans on the coast of the Netherlands

By P. J. H. VAN BREE

*Receipt of Ms. 18. 5. 1976*

The Dutch zoologist Dr A. B. VAN DEINSE published during his long life a large number of reports on cetaceans stranded on the coast of the Netherlands. In these reports at first strandings were enumerated and discussed, which occurred over longer periods (VAN DEINSE 1931, 1946); later on he published yearly reports till his death in 1965. Then for a few years no yearly stranding lists were compiled until, at the end of 1969, the present author in close cooperation with Dr A. M. HUSSON of the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie at Leiden started again to gather all the data concerning stranded whales and dolphins. At present three bi-annual reports on stranded cetaceans have been published (HUSSON and VAN BREE 1972, 1976; VAN BREE and HUSSON 1974), covering a period of six years. This period is long enough to take the data together (see table 1), to compare them with the data of similar periods in the past (see table 2), and to discuss the differences.

As stated already, stranding records from the Netherlands are available for a long time but to obtain comparable periods we have taken the ones given in table 2 (viz. 1931—1936, 1950—1955, 1970—1975). It was only after 1931 that VAN DEINSE had a good reporting system organized. To avoid the difficulties caused by World War II (e. g. beaches closed to visitors) and the little interest in strandings during the

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 101—107

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

*Table 1*

**Strandings of cetaceans on the coast of the Netherlands during the period 1970—1975**
After Husson and van Bree (1972, 1976) and van Bree and Husson (1974)

| | 1970 | 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Physeter macrocephalus* | 1 | — | — | — | — | — |
| *Phocoena phocoena* | 18 | 11 | 21 | 22 | 7 | 15 |
| *Globicephala melaena* | 1 | — | — | — | — | — |
| *Grampus griseus* | 2 | — | — | — | — | 1 |
| *Tursiops truncatus* | — | — | 1 | — | 1 | 1 (+1?) |
| *Lagenorhynchus albirostris* | 1 | — | 2 | 3 | 3 | 3 |
| *Lagenorhynchus acutus* | — | — | — | 1 | — | — |
| *Balaenoptera borealis* | — | — | 1 | — | — | — |
| *Balaenoptera acutorostrata* | — | — | — | — | 1 | — |

first postwar years, we took 15 year intervals between the sampling periods in order to get a representative review. We are aware that a number of strandings in the past as well as during the last period were not reported. As these sampling errors are more or less the same for the three periods they may be ignored.

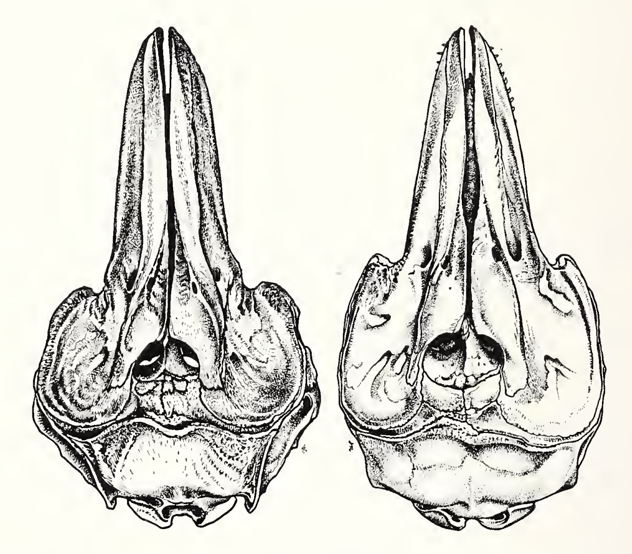


*Fig. 1.* Dorsal views of skulls of *Tursiops truncatus* (ZMA 8633) (at left) and *Lagenorhynchus albirostris* (ZMA 7617)

For a large number of cetaceans the rather shallow North Sea can be considered a huge trap. They enter from the north and being unadapted to shallow waters where they cannot find their normal food, they blunder around, weaken and are liable to beach. We can safely assume that all the specimens of those species of which there are less than six strandings in each six year period, are trapped ones, stragglers. That leaves us (see table 2) with the following species which can be considered as occurring normally in the Dutch coastal waters: Harbour Porpoise *(Phocoena phocoena)*, Common Dolphin *(Delphinus delphis)*, Bottle-nosed Dolphin *(Tursiops truncatus)*, and White-beaked Dolphin *(Lagenorhynchus albirostris)*. Only the changes in the frequency of strandings of these species are really interesting.

*Table 2*

**Strandings of cetaceans on the coast of the Netherlands during three six-year periods**
After VAN DEINSE (1946—1958) and the data from table 1

| | 1931—1936 | 1950—1955 | 1970—1975 |
|---|---|---|---|
| *Physeter macrocephalus* | 1 | 1 | 1 |
| *Kogia breviceps* | — | — | — |
| *Monodon monoceros* | — | — | — |
| *Delphinapterus leucas* | 1 (?) | — | — |
| *Mesoplodon bidens* | 1 | 2 (+ 1?) | — |
| *Mesoplodon grayi* | — | — | — |
| *Hyperoodon ampullatus* | 2 | 1 | — |
| *Phocoena phocoena* | unknown but abundant | 198 + x | 94 |
| *Orcinus orca* | 4 | 1 | — |
| *Pseudorca crassidens* | 2 | — | — |
| *Globicephala melaena* | — | — | 2 |
| *Delphinus delphis* | 12 | 12 | — |
| *Stenella coeruleoalba* | — | — | — |
| *Grampus griseus* | — | — | |
| *Tursiops truncatus* | 44 | 47 | 3 (+ 1?) |
| *Lagenorhynchus albirostris* | 1 | 3 | 12 |
| *Lagenorhynchus acutus* | — | — | 1 |
| *Balaenoptera physalus* | 1 | — | — |
| *Balaenoptera borealis* | — | — | 1 |
| *Balaenoptera acutorostrata* | — | 1 | 1 |

Before discussing these changes, however, the following remarks must be made. Up to the early fifties VAN DEINSE did not record the number of strandings of *Phocoena phocoena* on the Dutch coast. In his publications he noted under the heading Harbour Porpoise "always present" and in his preliminary yearly reviews of strandings sent to colleagues and correspondents he used for the species the sign "≃". That formerly stranded Harbour Porpoises were very common indeed follows also from my own notes that during a walk along the beach between Zandvoort

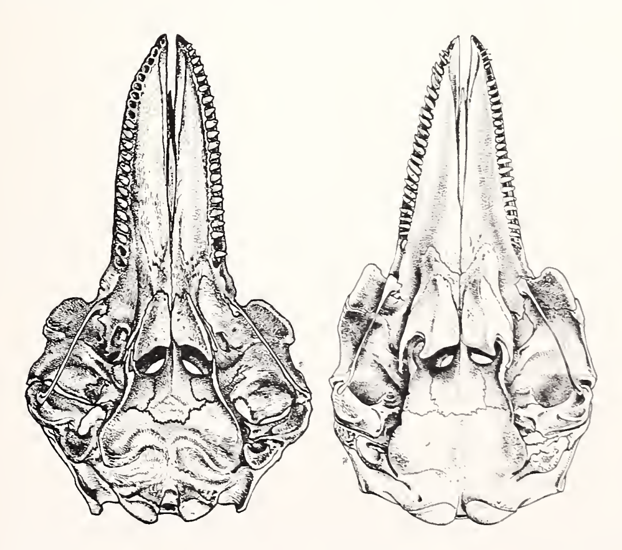


*Fig. 2.* Ventral views of skulls of *Tursiops truncatus* (at left) and *Lagenorhynchus albirostris*

and IJmuiden (a distance of about 10 km) in June 1948 I found 7 beached specimens. Only on the island of Terschelling during a two month stay in 1960 Mr H. ZWAAGSTRA could still collect for the Amsterdam Zoological Museum the remains of 8 Harbour Porpoises. More detailed notes on the former abundance of *Phocoena phocoena* in Dutch coastal waters can be found in the study by VERWEY (1975). Only after having received alarming reports on the sudden decline of stranded Porpoises and on the lack of observations of living animals at sea, VAN DEINSE started to record also stranded specimens of the species in 1951 (see table 2).

In the past several strandings of Bottle-nosed Dolphins *(Tursiops truncatus)* were reported which after the study of their remains in collections, turned out to be White-beaked Dolphins *(Lagenorhynchus albirostris)*. But even if we assume that 15 % of the Bottle-nosed Dolphins were misidentified during the VAN DEINSE period, it still remains true that there is a clear decline in the number of stranded specimens of this species. This also would signify that the increase of strandings of White-beaked Dolphins is less large than appears from the data in table 2. In relation to the errors made in identifying intact beached specimens I may refer to my notes published a few years ago (VAN BREE 1970). It also may be useful to picture once more the skulls of both species (see figs 1–3) to facilitate the identification of museum specimens.

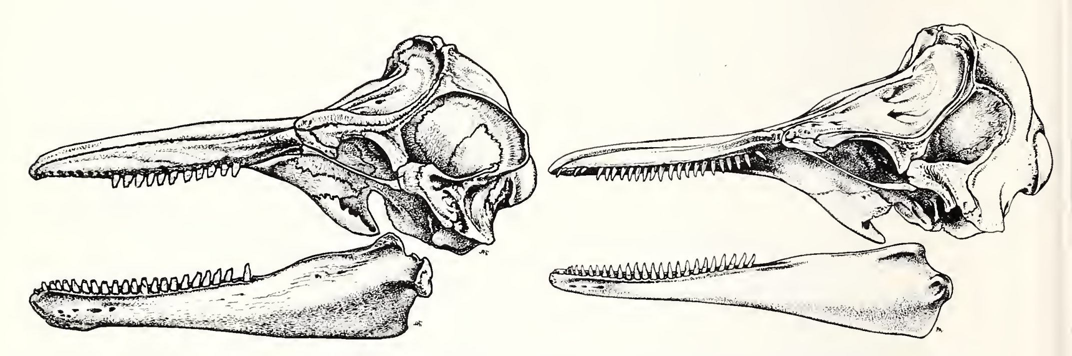


*Fig. 3.* Lateral views of skulls of *Tursiops truncatus* (at left) and *Lagenorhynchus albirostris*. All drawing Jos RUTING — ZMA fecit

For the Common Dolphin *(Delphinus delphis)* FRASER (1974) noted that since 1913 there is a progressive decline in the number of stranded specimens on the coasts of the British Isles. According to him, due to an invasion of the North Sea by the squid *Todarodes saggittatus* in 1937, concurrently more Common Dolphins were stranded on the east coasts of Scotland and England. For the coast of the Netherlands the situation differs from the one described by FRASER. Before 1931 the species was quite rare and there were sudden increases of strandings of Common Dolphins during the years 1933–1935 and 1940–1941 (VAN DEINSE 1946). In the period 1946 to 1956 two to four stranded *Delphinus delphis* were found yearly. VAN DEINSE related the incidence of strandings of this species to the changes in the water temperatures of the southern North Sea (caused by temporary influxes of rather warm Gulf Stream water). The higher the temperatures, the more strandings of this species. Without excluding the effects of a sudden invasion of the North Sea by a prey species (FRASER, see above), the explanation given by VAN DEINSE (loc. cit.) seems quite acceptable as during the last decades a slight gradual cooling of the waters of the North Sea has been observed. It also must be noted that *Delphinus delphis* is one of the few species of dolphin which enters the North Sea from the south as well as from the north.

The slight change in water temperature might also explain the increase of stranded White-beaked Dolphins *(Lagenorhynchus albirostris)*. Formerly in the eastern Atlantic this species was commonly observed north of 55 degrees latitude. Nowadays large schools are often seen more to the south. Even specimens of a more boreal species than the White-beaked Dolphin, the White-sided Dolphin *(Lagenorhynchus acutus)*, are found during the last years at more southern latitudes than formerly. For the White-beaked Dolphin one might also consider the possibility that by the decline of Bottle-nosed Dolphins in the coastal waters, the former starts to occupy the niche of the latter.

Could it be that changes in water temperatures might explain differences in the incidence of strandings of *Delphinus delphis* and *Lagenorhynchus albirostris*, temperature changes certainly do not play a role in the marked decline of strandings of the more ubiquitous species *Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus*, formerly the far most common species in the North Sea and adjacent waters. In a recently published paper on Harbour Porpoises and Bottle-nosed Dolphins from the area between Den Helder and the island of Texel, VERWEY (1975) treats also in detail the decrease in the strandings of both species. In his study he arrives at almost the same conclusions as will be given in this article. This is not so surprising as we both used partially the same data (though represented in a different way) and we had together long discussions on the subject.

VERWEY, basing himself on stranding data as well as on a large number of observations of living specimens, concludes that the decrease in the once very common Harbour Porpoise did not occur gradually but that two rather sudden changes can be recognized. The first probably took place around 1946 and VERWEY does not exclude the possibility that this decrease is linked to the dumping of war chemicals at that period or by the increase in the use of oil. One wonders whether not the clearing of the extensive mine-fields in the North Sea by mine-sweepers at that time also had a noxious influence, as it is known that the animals are very sensitive to underwater explosions.

A second strong decrease in the number of stranded Harbour Porpoises occured around 1960. VERWEY concludes and I share his views, that this second decrease is clearly related to the increase of pollution of the North Sea, starting at first near the mouth of the river Rhine and spreading northwards along the Dutch coast later on. The toxical influences of chlorinated hydrocarbon compounds, polychlorinated biphenyls and heavy metals, chemical substances found after analysing tissue samples of stranded dolphins on the Dutch coast, are well known and this is not the place to review the extensive literature on this subject. For shortness sake I only refer here to the papers by KOEMAN et al. (1972), GASKIN et al. (1971) and HOLDEN and MARSDEN (1967). In Harbour Porpoises not only a decrease can be found in the number of stranded specimens but there is also a decrease in the mean total length of the stranded specimens as compared to earlier data (VAN BREE 1973). An analysis of this decrease in length (and in age) will be published elsewhere.

In the Bottle-nosed Dolphin a sudden decrease in the number of stranded specimens occurred later than in the Harbour Porpoise and well around 1965. As in *Phocoena phocoena*, the poisonous substances mentioned above are also responsible for the decline in the numbers of *Tursiops truncatus*. That *Tursiops* was affected later is most probably due to the fact that the species is less littoral than the Harbour Porpoise and probably due too to the fact that in relation to its migrations it stayed for shorter times in heavy polluted waters.

A factor causing a gradual decline in both species, though acting in different ways, is the augmentation of the human fishing efforts. It can safely be stated that the North Sea is at present overfished. That means for Bottle-nosed Dolphins a

decrease of the food supply, as the animals take also fishes of species and sizes preferred by men. In the Harbour Porpoise, who takes smaller preys, it is not the competition for food that plays a role but the modern fishing boats have such great speeds that Harbour Porpoises cannot outswim the fast moving nets, get caught and drown. Although there is a declining population of *Phocoena phocoena* in the North Sea, fishermen state that they get more specimens in their nets than formerly.

A probable factor which might also have caused a gradual decrease of odontocetes in the North Sea, a factor on which Dr J. VERWEY and the present author differ of opinion, is what I call "noise pollution". It is known that every motor, thus also ship motors, produces beside audible din, also an amount of ultrasonic noise. It is true that a number of dolphin species play in the bow waves of ships for a short time. But in these animals which are so sensible for ultrasonic sounds there is a great difference between playing beside a noisy ship for a short time than being subjected to the ultrasonic noises of several ships at the same time day and night. At present, whatever hour of the day, standing somewhere on the beach of the Netherlands one can count at least 8 to 10 ships passing by. South of Rotterdam and London the number of ships one can see at the same moment is still higher. I would be very surprised indeed if the ultrasonic noises of these ships would have no negative influence on the dolphin populations. I hereby do not take into account other negative influences as wounds caused by the propellor blades, the spilling of oil and the overboard dumping of waste.

Assuming it would be correct that due to a slight change in water temperature there is small shift to the south of the distribution area of the White-beaked Dolphin *(Lagenorhynchus albirostris)*, we may expect that soon that species also will be affected by the pollution in the southern North Sea if it is not already affected at this moment by the ecological damages caused by oil drilling in the northern North Sea.

## Summary

A review is given of the strandings of cetaceans on the coast of the Netherlands during three six-year periods (1931—1936, 1950—1955, 1970—1975) and the differences between the stranding frequencies are discussed. A distinction is made between strandings of stragglers and strandings of species occurring normally in the North Sea. The decrease in the number of stranded *Delphinus delphis* and the increase of stranded *Lagenorhynchus albirostris* may be related to a slight lowering of the temperatures of the southern North Sea during the last decades. The very marked decrease in strandings of *Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus* is related to the effects of pollution of the coastal waters of the Netherlands.

## Zusammenfassung

*Über frühere und jüngste Strandungen von Cetaceen an der niederländischen Küste*

Vorgelegt wird eine Übersicht über Wal-Strandungen an der niederländischen Küste während dreier 6-Jahres-Perioden (1931—36, 1950—55, 1970—75). Diskutiert werden die Ursachen unterschiedlicher Strandungshäufigkeiten. Zu unterscheiden ist zwischen den Strandungen von Irrgästen und regelmäßig in der Nordsee vorkommenden Arten. Die Abnahme gestrandeter *Delphinus delphis* und die Zunahme gestrandeter *Lagenorhynchus albirostris* könnte mit einem leichten Temperaturrückgang der Nordsee während der letzten Jahrzehnte in Verbindung gebracht werden. Die auffallende Abnahme der Strandungen von *Phocoena phocoena* und *Tursiops truncatus* steht im Zusammenhang mit einer Verunreinigung der niederländischen Küstengewässer.

## References

BREE, P. J. H. VAN (1970): Über Weißschnauzdelphine *(Lagenorhynchus albirostris)* von den deutschen Nordseeküsten. Natur und Museum **100**, 264—268.

— (1973): On the length distribution of Harbour Porpoises, *Phocoena phocoena* (Linnaeus, 1758), from West-European and Baltic waters. Mammalia **37**, 359—360.

Bree, P. J. H. van; Husson, A. M. (1974): Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1972 en 1973. Lutra 16, 1—10.
Deinse, A. B. van (1931): De fossiele en recente Cetacea van Nederland: i-xi, 1—304 (Amsterdam + thesis Utrecht).
— (1946): De recente Cetacea van Nederland van 1931 tot en met 1944. Zool. Mededelingen (Leiden) **26**, 139—210.
— (1950): Onze walvisachtige dieren van 1950. Zeepaard 11, 64—73.
— (1952): De walvisachtige dieren in Nederland waargenomen in 1951, alsmede bijzonderheden omtrent onze oude en moderne walvisvaart. Zeepaard 12, 19—29.
— (1953): De Nederlandse Cetacea van 1952. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 21—22.
— (1954): De Nederlandse Cetacea van 1953. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 48—50.
— (1955): De Nederlandse Cetacea van 1954. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 103—105.
— (1956): Walvissennieuws over 1955. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 127—131.
— (1957): Walvisnieuws 1956. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 153—158.
— (1958): Walvisnieuws over 1957. Mededelingenbl. Ver. Zoogdierk. **1**, 183—190.
Fraser, F. C. (1974): Report on Cetacea stranded on the British coasts from 1948 to 1966, No. 14: 1—65, 9 maps (Brit. Mus. — Nat. Hist., London).
Gaskin, D. E.; Holdrinet, M.; Frank, R. (1971): Organochlorine pesticide residues in Harbour Porpoises from the Bay of Fundy region. Nature **223**, 499—500.
Holden, A. V.; Marsden, K. (1967): Organochlorine pesticides in seals and porpoises. Nature **216**, 1274—1276.
Husson, A. M.; Bree, P. J. H. van (1972): Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1970 en 1971. Lutra 14, 1—6.
— (1976): Strandingen van Cetacea op de Nederlandse kust in 1974 en 1975. Lutra **18**, 25—32.
Koeman, J. H.; Peters, W. H. M.; Smit, C. J.; Tjioe, P. S.; Goeij, J. J. M. de (1972): Persistent chemicals in marine mammals. TNO-Nieuws **27**, 570—578.
Verwey, J. (1975): The cetaceans *Phocoena phocoena* and *Tursiops truncatus* in the Marsdiep area (Dutch Wadden sea) in the years 1931—1973. Publ. Versl. Ned. Inst. Onderzoek der Zee (Texel) **17**, 1—98, 99—153 (Stencilled internal report).

*Author's address:* Dr. P. J. H. van Bree, Institute of Taxonomic Zoology, Univ. of Amsterdam, 36 Plantage Kerklaan, NL-1004 Amsterdam

# Differences in group member response to intruding conspecifics and frightening or potentially dangerous stimuli in Dwarf Mongooses (*Helogale undulata rufula*)[1]

By O. Anne E. Rasa

*Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen*

*Receipt of Ms. 14. 6. 1976*

## Introduction

The Dwarf Mongoose *(Helogale undulata rufula)* is the smallest of the viverrids and inhabits the savannah areas of East Africa. It lives in family groups of approximately twelve individuals, these being matriarchies headed by the alpha female and her consort, the alpha male. Only the alpha pair breeds and offspring are ranked with respect to age and sex, young animals being rank high to older ones and females rank high to males (Rasa 1972). This rank order is based on dominance/submission relationships and the order in which animals approach to feed or to mark objects and reflects "privilege".

General observation indicated that group members responded differentially to the presence of conspecific intruders and to frightening and potentially "dangerous" situations. In order to determine which group members played a significant role in the two contexts, a naturally developed, captive colony of twelve individuals was investigated.

## Materials and methods

The colony was housed in a wire mesh cage 4.5 × 3 m in size, furnished with eight nestboxes as retreats for the animals. Each individual of the group was identified by a pattern cut into the fur of the back. In experiments to determine colony responses to conspecifics, a strange mongoose was placed in a cage 40 × 20 cm in size directly inside one of the side walls of the colony cage so that is was clearly visible to all colony members. The "intruder" was caged to prevent it being severely damaged by the colony members which viciously attack group strangers and may even kill them. Six different test animals were used in rotation to prevent rapid individual recognition of the "intruder" from influencing the results. Colony members usually dashed at the caged animal, spat and growled at it aggressively and attempted to bite it through the cage walls.

In experiments to determine colony response to frightening stimuli, an electric buzzer was installed in one of the nestboxes not regularly frequented by the group but adjacent to a preferred sleeping box. This could be activated by a switch on the observer's desk overlooking the cage. The buzzer was sounded when all group members were asleep in one of the nearby nestboxes so that all animals were stimulated approximately equally. All animals responded to the buzzer sound with immediate precipitous flight.

To prevent learning effects, both experiments were performed at irregular intervals of about a week with at least 3 days separating those of the two experimental series. A total of 35 experiments were conducted in each series and the first three individuals approaching the strange conspecific or the nestbox containing the buzzer recorded. An animal was considered as having "approached" when it was separated from the conspecific or nestbox by less than 15 cm.

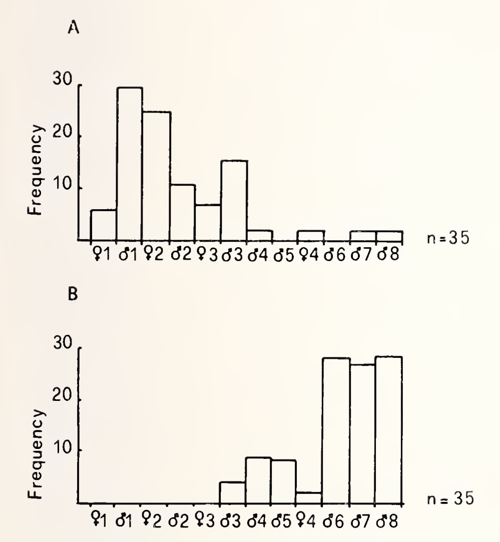
[1] This study was supported by a grant from the Deutsche Forschungsgemeinschaft.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 108—112

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Results

The frequency with which different group members approached and attacked the caged conspecific and entered the nestbox containing the buzzer first, second or third are shown in the figure (A and B) respectively. No differentiation was made in the order in which the first three animals approached, each receiving one point when it approached amongst the first three.




The differences in approach frequencies for group members. A. with respect to intruding conspecifics and B. frightening stimuli. The first three animals to approach in each case were recorded on 35 separate occasinons. The figures show the total approach frequencies for animals in order of rank

The data show that there is a clear differentiation in individuals approaching first in the two experimental situations. In the first case, a significant tendency for high ranking individuals to approach first could be shown (Spearmann's Rank Corr. Test, $p < 0.01$), in the second, it was the low ranking subordinate males which showed the greatest tendency to investigate (Spearmann's Rank Corr. Test, $p < 0.01$).

The low level of first approaches for the alpha female was due to this animal's habit of stopping about 1 m from the intruder and vocalising aggressively, at the same time looking over her shoulder towards her mate, ♂ 1, and then fixating the intruder once more, this sequence being repeated several times. The behaviour pattern is reminiscent of "hetzen" observed in mallard ducks (Lorenz 1941). She was never observed to approach the intruder ahead of her mate and usually remained at a distance until he started the attack.

## Discussion

The findings indicate that, within a mongoose family group, differences exist in the responses of individuals towards intruders and frightening stimuli. Conspecific intruders are first attacked by high ranking group members, both male and female, while frightening stimuli are first investigated by low ranking males.

The latter finding is unlikely to be dependent on differences in activity level between high ranking and low ranking animals since, with respect to two independent measures of general activity, food hunting (scratching through litter) and running

(moving at least 2 m at a rapid trot or gallop), these animals had significantly lower scores than high ranking animals (Spearmann's Rank Corr. Test, $p < 0.01$ in both cases, Rasa, in prep.).

In baboons (Washburn and Devore 1961), low ranking males are also found to encounter potentially "dangerous" objects or frightening situations first. This, however, is suggested to be due to the fact that they maintain a peripheral position with respect to other troop members. They are therefore more likely to encounter such situations by chance than other group members. In *Helogale,* however, subordinate males do not maintain a peripheral position but are fully integrated in the group. Further evidence of their encounter with a frightening stimulus not being due to chance is afforded by the behaviour of the group after the buzzer is sounded. All animals flee immediately and huddle in a corner of the cage as far away from the stimulus source as possible. The subordinate adult males then detach themselves from the group and approach the nestbox concerned apparently "puposefully". This observation indicates that "chance encounter" can be eliminated as a determinant of their behaviour.

Another possible explanation for their being the first to approach is that they have higher exploratory tendencies (curiosity levels) than high ranking individuals. To eliminate this as a factor, five non-frightening but unknown objects (ball, small cardboard box, book, large shell, jar) were introduced into the cage separately on three occasions each and the first three animals to approach recorded. The results obtained paralleled those for intruding conspecifics, high ranking animals approaching first (Spearmann's Rank Corr. Test, $p < 0.01$). This finding indicates that high exploratory tendencies cannot be responsible for the apparently goal-directed behaviour observed in low ranking males towards frightening stimuli.

The response of subordinate males to frightening stimuli shows parallels with behavioural differences observed in other contexts. For example, presentation of potentially dangerous prey (e. g. large snakes) results in it being attacked by the same group of animals. Although alpha animals and juveniles may approach first, they rapidly retreat to some distance away after short investigation and the killing of the prey is left to low ranking males. Once the prey is killed, the high ranking animals then take it from them. When, however, the prey is not capable of inflicting severe damage (e. g. mice, lizards etc.) the high ranking animals are the ones which perform the kill (Rasa 1973). These low ranking males are also the most active as group 'guards', sitting at some elevated point above the group and giving warning vocalisations should predators appear. They guard more frequently and for longer periods of time than any other group members (Rasa in prep.). It appears, therefore, that in potentially dangerous situations, this group of animals play a primary role.

In high ranking individuals, the high level of attack directed towards group strangers is paralleled in a high level of intra-group aggression, their frequency of attack towards subordinates being significantly greater than that for low ranking animals (Rasa in prep.). High rank may therefore be associated with a high level of intraspecific aggressivity in general.

The data suggest that, within a Dwarf mongoose family group, a division of labour may be present with respect to group defence against intruders and the execution of potentially dangerous tasks such as the investigation of frightening situations, the killing of dangerous prey etc. Such an arrangement would be of adaptive significance to the species in that it hinders the exposure of 'biologically valuable' animals to potentially lethal or damaging situations. 'Biologically valuable' animals can be considered as the alpha pair (group leaders and the only individuals to breed), females (future potential group leaders and breeding stock) and juveniles

(dependent on older group members for survival and 'developing potential' for the group).

It is, however, precisely these animals which are first to attack intruders. This situation can be rarely, if ever, considered to be associated with risk, however, since the result is fairly clear-cut at the outset, a territorial group having a distinct advantage over a single intruder. This advantage is reflected in the fact that the animals attacking intruders are, with the exception of the alpha pair, all comparatively physically weak, non-breeding females being appreciably smaller than males.

The low ranking adult males are the largest group members, with the exception of the alpha pair, and thus physically better equipped to deal with potentially dangerous situations than their siblings. As has been shown, they are also the group members which actively engage in such encounters or place themselves in a position where they are more likely to be exposed to danger. A probable reason for the alpha pair, despite their physical attributes, not joining in such activities is a prevention of their loss to the group should the situation turn out to be lethal. This would have severe disruptive effects on the group as a whole (RASA, in prep.), the same having been shown for monkey troops (TOKUDA and JENSEN 1968). Compared with the 'biologically valuable' animals previously listed, low ranking males can, however, be considered as 'expendable' to some extent, their loss to the group having less disruptive repercussions.

In the Dwarf Mongoose, therefore, behavioural mechanisms may have been selected for by which survival of 'biologically valuable' animals is promoted without sacrificing group protection in general. Whether or not the behaviour of the low ranking males can be considered as 'altruistic' is, however, debatable since their predilection for situations in which death or damage to the individual can result is probably more socially determined than voluntary.

## Summary

Within a Dwarf Mongoose family group, defence against conspecific inturers is carried out by high ranking individuals, investigation of frightening or potentially dangerous stimuli by low ranking males. The latters' behaviour is not due to higher activity levels, chance encounter of the situation or high exploratory tendencies. The possible biological significance of the findings for the species is discussed.

## Zusammenfassung

*Aufgabenverteilung in einer Gruppe von Zwergmungos (Helogale undulata rufula) bei der Reaktion auf das Eindringen fremder Artgenossen sowie auf 'furchterregende' oder potentiell 'gefährliche' Reize*

Innerhalb einer Familiengruppe von Zwergmangusten übernehmen hochrangige Tiere die Verteidigung gegen fremde Artgenossen, niederrangige Männchen jedoch die Erkundung beängstigender oder potentiell gefährlicher Reizsituationen. Das Verhalten der letzteren hängt nicht von einem höheren Aktivitätsniveau, zufälliger Begegnung mit den Reizen oder einer hohen Erkundungsbereitschaft ab. Die mögliche biologische Bedeutung dieser Befunde für die Arterhaltung wird diskutiert.

## Literature

LORENZ, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. J. Ornithol. **79**, 1—102.

RASA, O. A. E. (1972): Aspects of social organization in cáptive Dwarf mongooses. J. Mammal. **53**, 181—185.

— (1973): Prey capture, feeding techniques and their ontogeny in the African Dwarf Mongoose, *Helogale undulata rufula*. Z. Tierpsychol. **32**, 449—488.

RASA, O. A. E. (in prep.): The ethology and sociology of the Dwarf mongoose, *Helogale undulata rufula*.

Washburn, S. L.; Devore, I. (1961): The social life of Baboons. Scientific American, Repr. Nr. 641, June 1961, 2—11.
Tokuda, K.; Jensen, G. D. (1968): The leader's role in controlling aggressive behaviour in a monkey group. Primates 9, 319—322.

*Author's address:* Dr. O. Anne E. Rasa, Fachbereich Biologie (Zoologie) der Universität Marburg, Lahnberge, D-3550 Marburg/Lahn

# "Teat order" in Hyrax *(Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei)*

By H. N. Hoeck

*Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen und Serengeti Research Institute, Tanzania*[1]

*Eingang des Ms. 16. 3. 1976*

Teat constancy is known in pigs (Nachtsheim 1925; Donald 1937; Höpler 1943; Burghardt 1957; McBride 1963), cats (Ewer 1960; Rosenblatt 1972) and rats (Bonath 1972), all altricial mammals. Hyraxes are precocial, bearing fully developed young after a gestation period of approximately 7½ month (Roche 1962; Mendelssohn 1965; Sale 1965 a, b). The Rock hyrax *P. johnstoni* and the Bush hyrax *H. brucei* were observed in the Serengeti National Park, Tanzania, for 30 month. Most animals were marked. Hyraxes are the most characteristic resident mammals of the rock outcrops (kopjes), living in family groups consisting of an adult ♂, several adult ♀♀ and juveniles of both sexes. ♀♀ within a group have synchronized birth (1–4 young observed) and are genetically related (Hoeck, in prep.).



*Fig. 1.* two infants (about 3 months old) of *P. johnstoni* sucking from the pectoral teats. The fur in front of the dam's hind legs is disordered where the infants suck from the inguinal teats

[1] This paper is S. R. I. Contribution Number 210.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 112—115

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Females have one pair of pectoral and two pairs of inguinal teats; the young suck from a position anterior to the dam's legs (Fig. 1) and when changing sides they always do so by going round her head.

In both species suckling spells last about 5 min, and occur at intervals of one to two hours. Frequency of suckling gradually decreases with age. Infants were observed being suckled up to 6 month old (HOECK, in prep.).

Litters with one young (Fig. 2):

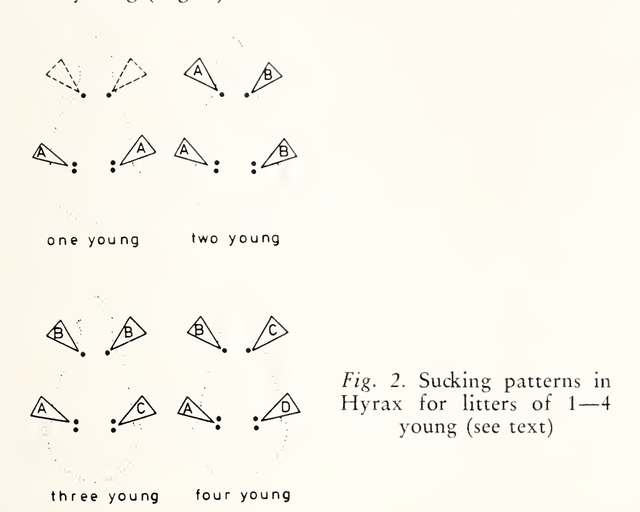



*Fig. 2.* Sucking patterns in Hyrax for litters of 1—4 young (see text)

*P. johnstoni:* In 95 observed suckling spells with one tame but free living ♀ the infant fed exclusively from the two pairs of inguinal teats. In 13 further spells, all in the first two days of life, brief (a few seconds) sucking from both pectoral teats occurred. Exclusive inguinal teat feeding was also seen in three spells involving unmarked ♀♀ each with one infant.

*H. brucei:* In 13 marked ♀♀ and their marked young exclusive inguinal teat feeding was observed in 37 suckling spells, and brief additional sucking from the pectoral teats in 23 spells.

Litters with two young (Fig. 2):

*P. johnstoni:* 312 suckling spells were observed with 3 marked ♀♀ (pos. 287, 17 and 2) and one each on 6 unmarked ♀♀. In 289 spells the young always kept strictly to the same side, each using one pectoral and two lateral inguinal teats. In 13 spells an infant "poached" on the pectoral teat monopolized by the other, inducing 8 aggressive responses. In 9 spells where only one infant sucked, restriction to those teats from which it habitually fed was noted only once. Once an unmarked ♀'s infant, besides feeding from two lateral inguinal teats, sucked from both pectorals, defending them against its sibling.

*H. brucei:* In 51 suckling spells involving 10 ♀♀ and their young (marked) and 7 single observations on unmarked animals, the two young monopolized one side each, invariably the same. In 17 spells one infant "poached" on the opposite pectoral teat, inducing aggressive sibling response on 4 occasions. In one spell a lone infant sucked indiscriminately on both sides.

Litters with three or four young (Fig. 2):

*P. johnstoni:* In 2 feedings involving unmarked animals the three young adhered to the following pattern: One fed from the inguinal teats on the right, one from those

on the left, while the third claimed the pectoral teats. Once when an infant relinquished the inguinal teats the sibling at the pectoral position took over these.
26 suckling spells were observed involving a ♀ with four marked infants. In 21 spells teat allocation was constant: each of two young monopolized the two lateral inguinal teats, the others were restricted to a single pectoral teat each. When (in 3 spells) only one "pectoral" infant was present, it sucked from both pectorals; once when the right "inguinal" was absent the right "pectoral" infant fed at this position (the three young pattern). Once when "inguinal" young were absent the two-young-pattern was established by the remaining ("pectoral") young.
As yet, the three- and four-young-patterns have not been observed in *H. brucei.*

Competition of older offspring:
Soon after the tame *P. johnstoni* ♀ bore one male infant, her one-year-old ♀ joined them, making a first sucking attempt the second time the newborn was suckled. She was suckled four times before the newborn started defending the teats, and from the second day the dam threatened or bit whenever she attempted to feed. In total 19 sucking attempts were observed, of which 12 were on the side she had monopolized when younger. Sucking attempts of yearlings were also seen in *H. brucei.* Similar reports exist for *P. capensis* (MELTZER 1967).

Additional observations:
In 5 observations (3 *P. johnstoni,* 2 *H. brucei*) an infant attempting to feed from a ♀ not its mother was immediately repulsed. Twice, two infant *P. johnstoni* attempted sucking on a ♂, each "sucked" briefly from the side to which it was habituated on the mother.

An *H. brucei* orphan attached itself to a ♀ with one infant. In 6 observed sucking attenpts it was interrupted and repulsed by the ♀, but it prevailed in two full feeds at the left inguinal teats. No aggressive response was observed from the other infant, which then sucked from both pectoral and the right inguinal teats.

The ontogeny of the teat order is not fully known. For one observed *P. johnstoni* dam with twins, the "teat order" established the second day after birth remained unchanged as long as the infants were suckled.

### Summary

Young hyrax *(Procavia johnstoni, Heterohyrax brucei)* invariably suck from the same teats, such apportionment reducing competition. Litter number determines the number of teats per infant. If a sibling is absent "teat order" temporarily assumes the pattern for the number of young then actually feeding. Furthermore, it seems that dams recognize their own young. This observation does not agree with a report that suckling in Hyrax is indiscriminate (SALE 1965 b), but it is in agreement with observationson *P. capensis* (MELTZER 1967).

### Zusammenfassung

*Zitzenkonstanz bei Klipp- und Buschschliefer*

Junge Klipp- *(Procavia johnstoni)* und Buschschliefer *(Heterohyrax brucei)* zeigen Zitzenkonstanz, wobei die Konkurrenz beim Trinken verringert wird. Die Zahl der Zitzen pro Junges wird durch die Wurfgröße bestimmt. Ist ein Junges abwesend, ändert sich vorübergehend das Muster der „Zitzenordnung" für die Anzahl der augenblicklich trinkenden Jungen. Vermutlich können Mütter ihre eigenen Jungen von anderen unterscheiden. Diese Beobachtungen stimmen nicht mit denen von SALE (1965 b) überein, der schreibt, daß Schliefer wahllos an den Zitzen saugen würden, bestätigen aber die Untersuchungen von MELTZER (1967) an *P. capensis.*

#### Acknowledgements

I would like to express my gratitude to the Director of the Serengeti Research Institute, Dr. T. Mcharo, for allowing me to work in the Institute; to Prof. J. Jacobs and Prof. Dr. W. Wickler for advice and useful critism. My thanks are also due to Mr. G. Nyaole Gagah for contributing many observations and to Miss B. Knauer for drawing the graph.

#### Literature

Bonath, K. (1972): Saugordnung und individuelle Differenzierung von Rattensäuglingen *(Rattus norvegicus)* am Gesäuge ihrer Mutter. Z. Tierpsychol. **31**, 8—14.
Burghardt, M. (1957): Die Milchleistung der Sau unter besonderer Berücksichtigung der Leistung der Einzelzitze, Agr. Diss. München.
Donald, H. P. (1937): Suckling and suckling preference in pigs. Imp. J. exp. Agric. **5**, 361 to 368.
Ewer, R. F. (1960): Suckling behaviour in kittens. Behaviour **15**, 146—162.
Höpler, E. v. (1943): Trinken Ferkel tatsächlich immer am gleichen Strich? Z. f. Schweinezucht **50**, 147—148.
McBride, G. (1963): The "teat order" and communication in young pigs. Anim. Behav. **11**, 53—56.
Meltzer, A. (1967): The Rock Hyrax. Unpubl. M. Sc. Thesis. Tel-Aviv University.
Mendelssohn, H. (1965): Breeding the Syrian Hyrax. Int. Zoo. Yb **5**, 116—125.
Nachtsheim, H. (1925): Zitzenzahl und Ferkelzahl. Deutsche Landw. Tierz. **21**, 10.
Roche, J. (1962): Nouvelles donnees sur la reproduction des Hyracoides. Mammalia **26**, 517—529.
Rosenblatt, J. S. (1972): Learning in newborn kittens. Scient. Amer. **227**, 18—25.
Sale, J. B. (1965a): Gestation period and neonatal weight of Hyrax. Nature **205**, 1240—1241.
— (1965b): Observations on parturition and releated phenomena in the Hyrax. Acta Tropica **22**, 37—54.

*Author's addresses:* Dr. H. N. Hoeck, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D—8131 Seewiesen and Serengeti Research Institute, P. O. Seronera, via Arusha, Tanzania

# *Dendrohyrax validus* True, 1890 in Kenia

Von U. Seibt, H. N. Hoeck und W. Wickler

*Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen*

*Eingang des Ms. 15. 4. 1976*

Der Waldschliefer *D. validus* („Eastern tree Dassie") steht nach Hahn (1959) systematisch zwischen den Arten *D. dorsalis* und *D. arboreus,* dem bekannten Baumschliefer; nach demselben Autor steht *D. validus* der Ursprungsform für die Gattung *Heterohyrax* nahe. *D. validus* ist zwar ein Baumtier sowohl des tropischen Mischwaldes als auch des ostafrikanischen Berg- und Galeriewaldes (Rahm 1964), bewohnt aber, wie auch *D. arboreus,* einige Gesteinszonen, wo der Wald fehlt oder vernichtet

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 115—118

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

wurde. Hahn (1959), Bothma (1966) und Kingdon (1971) unterscheiden übereinstimmend 3 Unterarten: *D. v. validus* True, 1890 vom Mt. Meru und dem Kilimandscharo; *D. v. terricola* Mollison, 1905 aus Ost-Tansania (Pare, Usambara, Uluguru) und *D. v. neumanni* (Matschie, 1893) von den Inseln Pemba, Sansibar, Tumbatu, Wete, Fundu, Mwana-mwana. *D. e. neumanni* schließt *adersi*, *D. v. terricola* schließt *schusteri* und *vosseler* als Synonyme ein.

*D. validus* ist bisher nur aus Tansania bekannt. Seine Verbreitung von den hohen Bergen Meru und Kilimandscharo über die südöstlich streichenden Usambara- und Uluguru-Höhenzüge bis auf die Inseln Pemba und Sansibar kennzeichnet ihn als Reliktform. Nach Kingdon (1971) wurde diese Art aus ihrem ehemals größeren Heimatgebiet an der Ostküste Afrikas vom phylogenetisch jüngeren *D. arboreus* verdrängt.

Bei Feldstudien an Flughunden an der Küste Kenias besuchten wir unter anderem ein Gebiet wenige km nördlich des Dorfes Vipingo (etwa 30 km nördlich Mombasa). Nahe am und parallel zum Meeresufer verläuft ein fossiles Korallenriff aus dem Pleistozän, das nur dünn mit einer Schicht aus angewehtem Sand und Humus überdeckt ist. Zahlreiche Löcher im Boden führen in darunterliegende Riff-Höhlungen, die großen Flughund-Kolonien (Megachiroptera) und an anderen Stellen Tausenden von Fledermäusen (Microchiroptera) als Tagesruhestätte dienen. Mancherorts ist die alte Riffplatte 10—15 m tief eingebrochen; so entstehen teils große, steilwandige Senken, von denen aus tunnelartige Gänge in das Riffgestein führen.

Flora und Fauna dieser Formation, die sich mit Unterbrechungen an der Küste bis Malindi hinzieht, sind bislang kaum erforscht. Die alte Riffplatte ist mit locker stehenden hohen Bäumen und dichterem Gestrüpp bewachsen; in einer großen Senke fanden wir neben einigen Bäumen nur wenig Gestrüpp, dafür aber Gras- und Krautflächen. Nach einer Untersuchung von Moomaw (1960) besteht der Bewuchs ursprünglich vorwiegend aus *Combretum* und *Cassopourea* mit *Fagara, Adansonia, Mallotus* und anderen Bäumen sowie einem Unterholz von *Pemphis, Pycnacoma, Notobuxus* und *Grewia.* Außer den Chiropteren beobachteten wir dort Paviane und *Cercopithecus aethiops*-Meerkatzen, den Nilwaran *(Varanus niloticus)*, verschiedene Gekkos (wohl *Hemidactylus)*, den Trompeter-Hornvogel *Bycanistes bucinator*, die Zaunkönig-ähnliche Graurücken-Camaroptera *C. brevicaudata* und mehrere Eulen, von denen eine größere *(Bubo africanus?)* nach Sonnenuntergang auf ausfliegende Fledermäuse zu jagen schienen. Am Boden lagen viele Gehäuse der großen Landschnecke *Achatina.*

An mehreren Stellen der senkrechten Riffbruchkante stießen wir auf große Mengen trockener, graugrüner Kot-Pellets, wie sie vom Baumschliefer bekannt sind; die für Klipp- und Buschschliefer *(Procavia* und *Heterohyrax)* typischen gelblichweißen „Hyraceum"-Fahnen an Felsvorsprüngen, die regelmäßig benutzte Urinierstellen anzeigen, sahen wir nirgends. Die Kotanhäufungen stammten vermutlich jeweils von mehreren Tieren; nach Rahm (1964) setzten auf Sansibar auch viele *D. v. neumanni* ihre Losung am gleichen Ort ab. In den Kotflächen und -bergen liefen viele bis zu 3 cm große, zu den Phyllodromidae gehörenden Schaben der Art *Gyna aetola* Shelf. umher, die wir in noch größerer Zahl im Fledermaus-Guano einer Flughundhöhle fanden.

Ohne lang suchen zu müssen, sichteten wir nach 17.00 Uhr nacheinander zwei scheue *Dendrohyrax*, die bei unserer Annäherung in Gesteinsspalten verschwanden. Mit Einbruch der Dunkelheit begannen mehrere Individuen zu rufen. Rufen nach Sonnenuntergang ist typisch für Baumschliefer. An einer Stelle hörten wir aus verschiedenen Richtungen drei einander antworten; ob Männchen oder Weibchen, ließ sich nicht feststellen. (Bei Busch- und Klippschliefern rufen nur die Männchen, beim Baumschliefer *D. dorsalis* aber nach Rahm [1969] auch die Weibchen). Die Rufe nah-

men wir zur Analyse auf (Uher-Tonbandgerät 4200 Stereo, Richtmikrophon AKG D900C). Mit Hilfe des Vergleichsmaterials, das aus jahrelangen vergleichenden soziologischen und ökologischen Freilandstudien an verschiedenen Schliefern stammt (s. HOECK 1975), ließ sich die Art unschwer als *Dendrohyrax validus* bestimmen. Die Rufe sind sehr charakteristisch (Abb. 1); bei *D. dorsalis* lassen sich nach RAHM

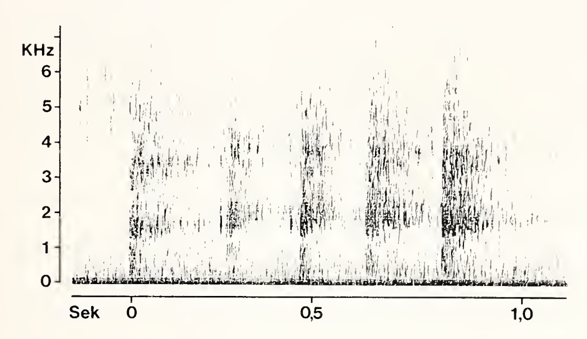



*Abb. 1.* Spektrogramm des *D. validus*-Rufes an der Kenia-Küste

(1969) sogar Unterarten am Ruf unterscheiden. Da wir kein Tier fangen konnten, war es uns nicht möglich, die Unterart von *validus* festzustellen.

Außer einem Schädel und einem Schädelteil wurde am Fuße eines Baumes ein mumifiziertes altes Männchen gefunden; dessen Schädel zeigt Abb. 2. Die charakteristischen brachydonten Molaren (kurze Krone, lange Wurzel) kommen bei den weiches Pflanzenmaterial fressenden *Heterohyrax* und *Dendrohyrax*, nicht aber bei *Procavia* vor, der auch härtere Pflanzenteile frißt (HOECK 1975). Die wichtigsten Schädelmaße gehen aus der Tabelle hervor.

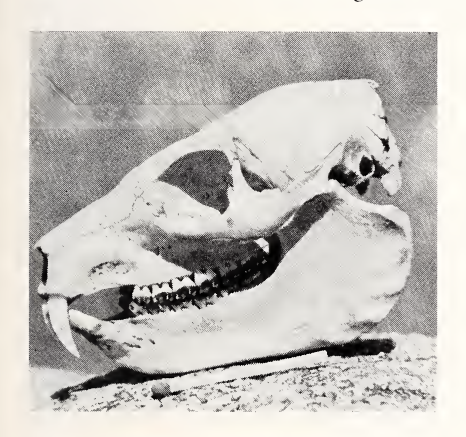


*Abb. 2.* Schädel eines adulten Männchens

Bisher war aus dieser Küstengegend überhaupt kein Schliefer-Vorkommen bekannt. Ebensowenig wußte man, daß *D. validus* in Kenia vorkommt. Wie die Tiere dorthin gekommen sind, wissen wir nicht; es ist aber wenig wahrscheinlich, daß sie ausgesetzt wurden. Das Gebiet, in dem wir arbeiteten, ist noch in recht ursprünglichem, ungestörtem Zustand. Das liegt, soweit wir erfahren konnten, an der Scheu der dort lebenden Giriamas vor den in den Bodenhöhlen hausenden Fledermäusen. Sie vermeiden jede Störung und Veränderung der Landschaft in dieser Zone, sprechen nicht gern von den Fledermäusen, geben mitunter, wenn man sie gezielt befragt, vor, kein Englisch zu verstehen oder den Suaheli-Namen für Flughunde („Popo") vergessen zu haben und versuchen auch, Fremde von einer bestimmten Höhle fernzuhalten. Vor dieser haben sie Opferstellen, an denen Fähnchen aufgesteckt und Gaben verbrannt werden, wenn in der Gegend jemand erkrankt. Es ist deshalb gut möglich, daß die beobachteten Waldschliefer dort ein altes Reliktvorkommen bilden. Auch von anderen Stellen sind felslebende Populationen von *D. validus* bekannt geworden (KINGDON 1971), und am Westrand der Insel Fundu lebt er nach HAHN (1959) ebenso wie im von uns besuchten Gebiet in zerklüfteten alten Riffen.

**Die wichtigsten Maße zweier gefundener *D. validus*-Schädel**
(Schädel a komplett, Schädel b beschädigt)

| | Skull a | Skull b |
|---|---|---|
| Total length (tip of Nasale to Occipitale) | 95.2 mm | — |
| Basal length | 86.7 mm | 88.8 mm |
| length upper diastema | 16.5 mm | 15.0 mm |
| length Premolar 1—4 | 21.6 mm | 20.8 mm |
| length Molar 1—3 | 17.4 mm | 17.9 mm |
| Premolar and Molar | brachydont | brachydont |
| Postorbital process | closed | closed |
| Temporal ridges | apart | apart |
| *Underjaw* | | |
| Total length | 82.4 mm | — |
| length Premolar 1—4 | 20.7 mm | — |
| length Molar 1—3 | 17.8 mm | — |

Die Größe der *D. validus*-Population, die Ausdehnung des von ihr besiedelten Gebietes an der Küste Kenias und die genaue Unterart müssen noch bestimmt werden. (Auf Kigiriama heißen die Schliefer „Kwanga").


## Zusammenfassung

Im küstennahen fossilen Riffgebiet bei Vipingo nördlich von Mombasa stießen wir auf eine Population von *Dendrohyrax validus*. Diese Art war bisher nur aus Berggebieten Tansanias und von einigen vor der Küste Tansanias liegenden Inseln (einschließlich Pemba und Sansibar) bekannt.

## Summary

*Dendrohyrax validus in Kenia*

The Eastern Tree Dassie, *D. validus,* according to literature is confined to some islands, including Zanzibar and Pemba, and to a few montane forest areas in Tanzania. As a first record of that species for Kenia, we encountered a free living population that inhabits a fossil reef area close to the sea shore north of Mombasa, near the small village of Vipingo.


## Literatur


Bothma, J. Du P. (1966): Hyracoidea. In: Preliminary Identification Manual for African Mammals (J. Meesters ed.). Washington: Smithon. Inst.

Hahn, H. (1959): Baumschliefer, Buschschliefer, Klippschliefer. Wittenberg Lutherstadt, A. Ziemsen-Verlag: Die Neue Brehm-Bücherei, H. 246.

Hoeck, H. N. (1975): Differential feeding behaviour of the sympatric Hyrax *Procavia johnstoni* and *Heterohyrax brucei.* Oecologia **22**, 15—47.

Kingdon, J. (1971): East African Mammals. Vol. I. London u. New York: Academie Press.

Rahm, U. (1964): Das Verhalten der Klippschliefer (Hyracoidea). Handb. d. Zool. **8**, 10 (23b).

— (1969): Notes sur le cri du *Dendrohyrax dorsalis* (Hyracoidea). Mammalia **33**, 68—79.


*Anschrift der Verfasser:* Dr. U. Seibt, Dr. H. N. Hoeck, Prof. Dr. Wickler, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, D-8131 Seewiesen

# The wood bison (*Bison bison athabascae* Rhoads) in relation to hypotheses on the origin of the American bison (*Bison bison* Linnaeus)

By V. GEIST and P. KARSTEN

*Receipt of Ms. 30. 3. 1976*

The late Pleistocene evolution of the genus *Bison* has been controversial, in particular, the origin of the American bison (*Bison bison* L). A review by GUTHRIE (1970) brought the present evidence on early bison in America *(Bison latifrons, B. antiquus)* under an ordered conception. Early American bison are probably descendants of an early wave of steppe wisent akin to *Bison priscus* that crossed Beringia from Siberia. The origin of the modern American bison, however, remained unsatisfactorily resolved (GEIST 1971 a). There are three competing hypotheses to account for its origin:

1. American bisons arose from a late wave of steppe wisent *(Bison priscus)* that crossed into North America (FLEROV 1965; GUTHRIE 1970)
2. American bisons arose from the very earliest immigrants of this genus through progressive reduction in horn and Body size and are thus the direct descendants of *Bison latifrons* and *B. antiquus* (KURTÉN 1968)
3. American bisons are descendants of the last wave of bisons, a forest bison from Siberia akin to *Bison bonasus,* to cross into North America (GEIST 1971 a). This makes the American bison a recent offshoot of a very primitive form.

In recent years, theoretical advances in our understanding of ungulate evolution, part of a greater theoretical advance in our understanding of the relationship between environment and social behaviour, have made it possible to arbitrate between these competing hypotheses. In particular, the publications by GEIST (1971 a, b, 1974 a, b); JARMAN (1973) and ESTES (1974) are relevant. In addition, some data on wood bison *(Bison bison athabascae)* can be brought to bear on the problem.

The first hypothesis, that *Bison bison* arose from *Bison priscus,* can be regarded as most unlikely, as was pointed out earlier (GEIST 1971 a). It requires an evolutionary gymnastics far beyond anything known or probable, entailing, for instance, selection against effective combat and display organs, as well as against efficient mastication. *Bison priscus* was a specialized form differing considerably in its coat characteristics from either *B. bonasus* or *B. bison bison* as the reconstruction from Paleolithic art showed (see GEIST 1971 a, Fig. 7).

The second hypothesis, that *Bison bison* is a straight line descendant of the first wave of bisons to enter American, cannot be dismissed as yet. However, it predicts two testable propositions and will fall or stand by them.

a. It predicts that, barring differences in size or proportions due to allometric growth, the skulls of *Bison latifrons, B. antiquus, B. preoccidentalis,* and *B. bison* will not differ. The third hypothesis, however, states that the skulls of *B. latifrons* and *B. antiquus* are likely to differ qualitatively from those of *B. preoccidentalis, B. occidentalis* and *B. bison,* since *B. occidentalis,* plus its predecessor *B. preoccidentalis* are the dispersal form — a large-bodied phenotype — of the Siberian forest

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 119—127

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

bison. Conversely, these large-bodied large-horned forms differ phenotypically from *Bison bison,* not genotypically, the latter being the phenotype adapted to exploit scarce resources at carrying capacity, following the colonization of American by these later primitive bisons (GEIST 1971 a). Thus, should the skulls of exceptionally large *Bison bison athabascae* or *bison* resemble those of *occidentalis,* not only in larger horn cores and proportions but also in the arrangement of skull plates, and should this differ from the earlier large-horned bisons, then the second hypothesis can be dismissed.

It must be said in favour of the second hypothesis that a size reduction after colonization has been noted in a number of Pleistocene mammals (see GEIST 1971 a). A difficulty proponents of the second hypothesis would have to explain is how the evolution of large horns can be reversed while simultaneously selecting for body dominance displays and concomitant display organs.

b. A second test of the second hypothesis is closely related to the first test: the hypothesis predicts that the tooth structure of early bisons *(B. latifrons* and *B. antiquus)* will be more primitive than that of *Bison bison,* not further advanced. If it is found that the early bisons did have relatively broader and longer, more hypsodont, molars, and/or the row of molars is relatively longer compared to the premolars than in *Bison bison,* then the second hypothesis is probably invalid, since it would imply that early American bisons experienced selection against effective mastication after having experienced selection for effective mastication. At present, relevant studies to negate the second hypothesis are outstanding.

The third hypothesis, that *B. bison* evolved from a *B. bonasus* form in eastern Siberia, has some support in the findings of extinct bisons in Siberia which were similar to the wisent or American wood bison. While FLEROV and ZABLOTSKI (1961) claim the former, FLEROV (1967) claims the latter. Regardless of this ambiguity, a wisent – like Siberian bison did exist until very late in the Pleistocene. The third hypothesis predicts on the basis of the "dispersal theory" (GEIST 1971 a, b) that forms most distant geographically from the parent form are also most divergent in social adaptations and ecological adaptations from the parent form. Conversely, those forms closest to the origin of radiation are most similar to the parent form, ecologically and morphologically. Therefore, the American bison closest to Siberia, the wood bison *(Bison bison athabascae)* ought to be less divergent from *Bison bonasus* than should the prairie bison *(Bison bison bison).* The predictions of the "dispersal theory", however, are more precise than this. Advanced in evolution means greater ecological specialization, and a greater investment in display organs and display, resulting in larger and more complex morphological display organs. The dispersal theory also predicts an increase in body size from primitive to advanced form, provided the populations compared have a similar energy budget. Since body size and proportions are strongly influenced by the availability of energy and nutrients for growth, and are thus very plastic phenotypically (see SHACKLETON 1973; SHACKLETON et al. 1975), we cannot use body size as a test criterion. The skulls of wood bison are normally larger than those of prairie bison, particularly if the latter came from high density populations (see SHACKLETON et al. 1975).

In ecological adaptations, it is predicted that the wood bison ought to be closer to *Bison bonasus* than the latter to the praire bison. Detailed studies of the ecology of pure wood and prairie bisons are not available, and little can be said beyond the obvious, that like the wisent (HEPTNER et al. 1961) the wood bison is closely associated with forests, be it in recent or in historic times. The prairie bison does have a "grazing" dentition compared to the "browsing" dentition of the wisent; FLEROV (1965) claims that the wood bison is intermediate in these characteristics. A critical study of the dentition and crania of wood and plains bisons of large

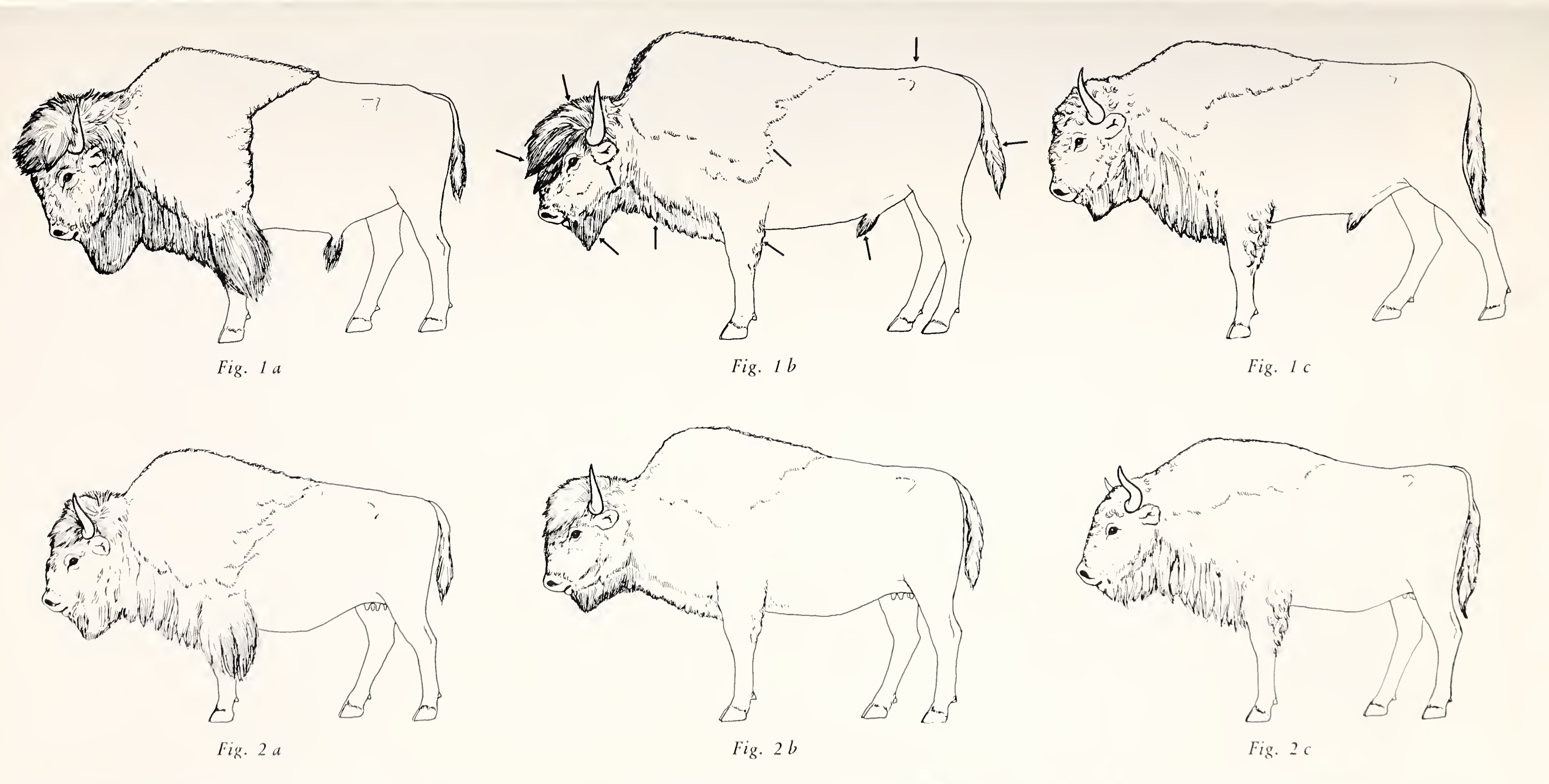



*Fig. 1 (above).* A comparison of the bulls in the genus *Bison*. a = *Bison bison bison*, the prairie bison; b = *Bison bison athabascae*, the wood bison; c = *Bison bonasus*, the wisent. The arrows point to features on the wood bison in which it differs from the prairie bison and wisent. (Further description in text). — *Fig. 2 (below).* A comparison of the females in the genus *Bison:* a = prairie bison; b = the wood bison; c = the wisent

samples with the aim of detecting ecologically determined differences would be highly desirable. Differences in ecological adaptations between plains and prairie bisons are at present not adequately established.

In its morphological social adaptations, however, the wood bison is clearly distinct from the prairie bison. As predicted by the third hypothesis, it is intermediate between the wisent and prairie bison. We base this statement on the following investigation.

Wood bison and prairie bison were compared in Elk Island National Park, Alberta, on two separate occasions. Following the discovery on August 22, 1975, that the wood bison differed in diagnostic features from the prairie bisons, a second trip was made to Elk Island National Park on October 24, 1975, with the aim of examining the animals critically and recording their images on film. On the basis of this film record, as well as pictures of plains bison taken in Banff National Park, we compiled the ink sketches in Figs. 1 and 2 to show the differences we observed. We base our descriptions of wisent on published characteristics as summarized by Geist (1971 a), as well as on observations we made on captive wisent held at the Alberta Game Farm, Edmonton, and those captive in Hellabrun Zoological Park, Munich, Germany. During our last trip of Elk Island National Park, we examined eighteen adult wood bisons, of which eight were bulls in excess of three years of age; we examined an undetermined number of prairie bisons.

It is crucial to note that the wood bisons of Elk Island National Park are offspring from a remnant herd of these animals discovered in 1957 by the Canadian Wildlife Service. In 1959, members of this herd were transplanted into a large enclosure in Elk Island National Park. There are now about 95 animals in this herd. A second herd of pure wood bison was transplanted to the north shore of Great Slave Lake to save this form of bison from extinction through hybridization with the plains bison liberated in Wood Bison National Park between 1925 and 1928 (McHugh 1972). Our descriptions are based purely on wood bisons from Elk Island National Park.

To a trained observer, the wood bison bull and cow differ significantly from those of prairie bison. The wood bison bull differs from the prairie bison bull as follows:

1. The hair on top of the head, between and behind the horns, in the beard, and the midventral line on the neck and nape is significantly shorter and less dense than in prairie bison bulls of equal age. In a few wood bison bulls some long thin strands of hair fell from the forehead over the eyes; these strands were longer than the corresponding strands in plains bison bulls. Due to the shorter and apparently thinner display hair on the head, the head in the wood bison appears to be relatively smaller than in prairie bison, the horns appear longer, and the ears protrude noticeably further from the head. The beard of the wood bison, be it bull or cow, is not only shorter, but also smaller and sharply pointed compared to that of prairie bisons. The beard of the wood bison is in fact not much larger than that of the wisent. Moreover, the wisent bull has a short but distinct ventral mane running from his beard to the brisket; the wisent cow has a rather long ventral mane. This mane is very short, virtually absent, in wood bison bulls, although it is very long in the prairie bison. In the wood bison bull, the long hair on the head, face and beard appears to be less dark in colour than that of the prairie bison. The same hair on the wisent bull is light brown in colour. The colour of the lower neck, and its short ventral hair fringe in the wood bison is of the same colour as the body; it is much darker than the body in prairie bisons, while it is a little lighter in the wisent. Thus the wisent shows the least chromatic enhancement of body hair, and the prairie bison the most.

2. The wood bison lacks the long "chaps" or "pants" on the front legs that typify the bulls and cows of prairie bisons. The upper parts of the front legs of wood bisons appear to be covered with hair of much the same length and colour as the hair on the flanks. In the prairie bisons, however, the upper front legs grow very long, very dark, hair. Together with the long hairs on the neck, beard and head, the pants on the front legs give the prairie bison a "massive" appearance in the front quarters; by virtue of short hair in the same regions, the wood bison appears "leggy". The absence of chaps is the most striking difference between wood bisons and plains bisons.

3. The "robe" found on the shoulders, hump and neck is noticeably smaller, shorter haired and darker (less contrasting with the dark hair on the back, flanks, ribs and belly) in the wood bison than in the prairie bison. Therefore the wood bison's hump appears more compressed than that of the prairie bison when viewed from the front. In the prairie bison bull, this robe tends to be goldcoloured, contrasting sharply in colour with the dark brown body hair and the black head, nape and chap hair. It is also distinctly set off in the plains bison by virtue of its longer hair, and runs into the long hair on the front legs. In the wood bison, the robe does not extend onto the front legs but gradually diminishes, due to shortening hair onto the lower shoulder region; the robe is bisected into two halves by a mid-dorsal line of dark hair; in plains bison bulls, this division is absent or rare. In wood bison, the colour of the robe is a reddish-brown, rather than golden. In the prairie bison, the robe appears to close over the neck and back. In the wisent, the robe is only a little lighter than the body; it extends downward from the mid-dorsal line far less than in either wood or plains bisons, and fuses into body hair quite high up on the shoulder (Fig. 1 c).

4. The penis sheath tuft of wood bison bulls appears to be shorter and thinner than that of plains bison bulls, barely longer than that of the wisent bull. In the plains bison (but not in the wood bison) the penis sheath tuft appears to be formed of hair that is darker than the body hair. The penis tuft is subject to wear in snow and may be missing by springtime.

5. The tail of the wood bison appears to be longer and heavierhaired than that of the plains bison. It is, however, noticeably shorter than that of the wisent.

6. The contour of the back from the top of the hump to the root of the tail is a descending line in the prairie bison, but not in the wood bison, and particularly in the wisent. In the latter, the pelvis is relatively larger than in the plains bison and appears a little "cattlelike". The dorsal line descends from the top of the hump to the lumbar regions and then becomes a horizontal line whose contour is interrupted by the pelvis protruding dorsally. In the wisent, this protrusion is quite pronounced, which in turn causes the back line to rise from the rear of the lumbar region to the dorsal point of the pelvis and then continues level to the root of the tail.

The relatively small pelvis of the plains bison is shared by a number of advanced Ice-Age ungulates, particularly the mammoth. In the lineages of a number of other ungulates, we find not only a shift of proportions enhancing the front quarters, but also a ridiculous relationship of the enlarging hornlike organs or display organs in the front and a shortening tail in the rear (see Geist 1971 b). The relatively smaller hindquarters of prairie bison are — following the predictions of the dispersal theory — a combat adaptation; they permit greater mobility in evading attacks by an opponent and speedier turns for counterattack.

From our comparisons during the course of sketching body outlines of bisons, we predict that the wood bison will be found to be relatively taller in the hindquarters than the prairie bison; the development of the hindquarters in the wood bison is intermediate between that of the wisent and the prairie bison.

7. In view of the fact that the wood bison is intermediate between wisent and prairie bison in pelage characteristics, we suspect from the sighting of wood bison calves in dark pelage by August 22, 1975, that wood bison calves lose their juvenile coat earlier than do prairie bison calves. Unfortunately hair shedding is subject to considerable phenotypic variation and is a function of the quality of the environment (see GEIST 1971 a). We urge that the following hypothesis be disproven: that the juvenile pelage of wood bison is intermediate in its characteristics between that of wisent (which does not have a light-coloured juvenile pelage, HEPTNER et al. 1961) and that of the prairie bison.

In summary, the display organs of the prairie bison bull differ from those of the wood bison bull by virtue of longer hair length (except on the front, between the eyes) and colour contrast: those of the wood bison bull are enhanced in hair length and colour over those of the wisent, excepting the shorter ventral neck mane of the wood bison bull. We find a shortening of the tail concomitant with enhancement of display organs in the front of the animal, a correlation noted repeatedly in ungulates (GEIST 1971 a), as well as a decrease in the relative size of the pelvis and height of the hips. The wood bison bull is thus quite intermediate between the wisent and plains bison bull in the development of display organs, albeit he is closer to the prairie bison in external appearance than to the geographically more distant European forest wisent.

The females of wood and prairie bisons also differ substantially. The wood bison cows are less sexually dimorphic than those of prairie bisons; wood bison cows are noticeably closer in body size, horn structure, pelage characteristics and body proportions to bulls, than is the case for prairie bisons. The cows of prairie bisons in Elk Island National Park and Banff National Park appeared somewhat "wisentlike" by virtue of their cattlelike horn form and horn orientation, and long ventral neck mane. Wood bison cow females had horns shaped more similarly to those of bulls; they also have relatively and absolutely thicker horns than plains bison females. In hair coat they were darker than plains bison females; we did not notice that wood bison bulls were darker than plains bison bulls, although they had a somewhat darker robe. In plains bison females the ventral neck mane appears to be longer than that of bulls, and is more distinctly set off, very much as one sees in wisent. In wood bison cows, we did not note this difference; like the bulls, they had virtually no midventral neck mane. Wood bison cows were on the whole more difficult to identify as cows than is the case for plains bison or for wisent.

Our present understanding of the evolution of sexual dimorphism in ungulates (GEIST 1974 a) suggests that the wood bison evolved under conditions in which both sexes were more closely associated spatially during the course of the year than was the case for either the plains bison or the European wisent. The same inference can be reached from an ecological consideration of the areas inhabited by wood bison. The argument runs as follows: despite some differences in habitat preference and food habits, the natural history of *Bison bonasus* and *Bison bison* is remarkably similar (HEPTNER et al. 1961; FULLER 1960, 1962; MCHUGH 1972; MEAGHER 1973). Cows tended to segregate from bulls and form larger herds than bulls outside the rutting season. Grouping into cohesive units is a means of reducing predation, particularly by wolves. Since cows formed larger herds than did bulls, they also reduced the forage resources more quickly, and consequently had to move more frequently as a unit. Since cow herds were large, they required larger areas of concentrated pasture than did the smaller bull herds. Thus bulls, by virtue of forming smaller groups, could exploit smaller and more dispersed areas of forage resources than could cows. This was, in turn, aided by fewer costly movements between areas of forage resources. Consequently, it is logical within the above exploitation syndrome

that single bulls tend to do the least movements, probably because they occupy small areas that supply their forage needs year round. The antipredator strategy of the bulls lies in grouping, larger body size and, presumably, competence in facing down wolves, and reduced conspicuousness by staying in areas of low population density. The greatest segregation of sexes could, of course, be achieved in areas of continuous grasslike vegetation, such as in the prairie, where consequently the largest and most mobile herds formed as a means of minimizing predation. However, in regions with scattered small patches of forage, such as meadows in forested country alongside streams, in regions where snowfall impeded mobility and extracted a high cost of movement, only small groups of bisons could form during winter. Now the antipredation strategy of the cow must shift from flight and the security of the herd, to facing predators much as the larger bulls in their small groups would be doing. Moreover, the more marginal the habitat, the more likely bulls and cows would come together on the same meadows during winter. Therefore cows would have to compete more frequently against at least young bulls for resources, and it would be to their advantage to look like bulls so that predators could not readily identify them as the smaller-bodied sex. These conditions would select for malelike appearance of females, as would a third condition: large aggressive cows could reduce harassment from sexual approaches of young bulls, and thus save energy from maintenance for reproduction. The larger the patches of habitat the lower and less cumbersome the snow, the shorter the winter and the higher the productivity of the land the more likely the evolution of sexual dimorphism in bison and the better the ecological segregation of the sexes, with the bulls exploiting the smaller areas of habitat often peripheral to the female ranges. One can also predict from the foregoing well-developed submissive behaviour in the bison, since predation is heavier on individuals away from herds than in herds; complex submissive behaviour has been described by LOTT (1974) for the plains bison. In open country, where bulls can see each other, we expect very intense competition by males for females during the rut, and, consequently, relatively intense selection for effective combat and displays. Therefore the rut of the plains bison ought to be a far more showy, noisy affair than that of the wisent or the wood bison. Again this appears to be the case, as judged from the descriptions of LOTT (1974) and MCHUGH (1972) for bison and HEPTNER et al. (1961) for wisent; for wood bison there are no observations.

It may be noted that the surviving bisons of Yellowstone National Park, according to MEAGHER (1973) are hybrids of native wood bisons and introduced plains bisons. The view that wood bison lived in Yellowstone is based on old crania with horn cores larger than those found in skulls of plains bisons, as well as on the words of early travellers that the mountain bisons were darker than the plains variety. It must be noted that large horn cores and skulls are typical of individuals which have suffered little shortage of energy and nutrients during growth, and could thus be a phenotypic expression of plains bison genes (see GEIST 1971 b; SHACKLETON 1973; SHACKLETON et al. 1975). The external appearance of Yellowstone bisons as revealed by photographs in MEAGHER (1973) is that of prairie bisons, except for a small or missing penis tuft in bulls. A picture of two cows taken in 1894 in Hayden Valley identifies them as plains bison by virtue of long chaps, long ventral neck mane, a full beard and forward-angled horns. It is therefore likely that wood bison of northern Canada differ in external appearance from the mountain bison living formerly under somewhat similar marginal conditions in Yellowstone Park.

Our descriptions show that the wood bison of northern Canada is a form distinct in external appearance from the plains bison of the type found in northern Montana during pioneer times, and today are known as offspring of the Pablo herd (see MCHUGH 1958). The wood bison differs in external characteristics from

the prairie bison by at least as much as a black-tailed deer *(Odocoileus hemionus columbianus)* differs from a mule deer *(O. h. hemionus)* (see Cowan 1936), and differs more than does a Rocky Mountain bighorn *(Ovis canadensis canadensis)* differs from a desert bighorn *(O. c. nelsoni)*. Hybrids of wood bisons and plains bisons, as now found in Wood Bison National Park on the Athabaska delta, show primarily plains bison features in their pelage. It appears that plains bison features dominate over those of wood bison. One must recognize at this point, and applaud, the farsightedness both of the Canadian Wildlife Service and of the National and Historic Parks Branch in rescuing the wood bison, and ensuring that this form may live on removed from the threat of extinction.

## Summary

The wood bison differs in pelage characteristics from the plains bison by virtue of somewhat less developed display hairs and relatively larger hindquarters; this form is thus intermediate between the European wisent and the American plains bison in external appearance.

The pelage characteristics of the wood bison coincide with the predictions of the "dispersal" theory (Geist 1971 b), provided the assumption is made that the American bison evolved from a forest wisent and not from a steppe wisent. Predictions arising from competing hypotheses are discussed.

The females of wood bison are less sexually dimorphic than those of plains bison, a finding which is explained ultimately by one ecological difference between the two forms: the wood bisons occupy smaller and more scattered areas of grassland than do prairie bisons.

The external characteristics of wood bisons are not found in bisons from Yellowstone Park, as illustrated in photographs taken in Hayden Valley late in the 19th century.

The pelage characteristics of plains bison dominate in hybrids of wood bisons and plains bisons.

## Zusammenfassung

*Der Waldbüffel (Bison bison athabascae Rhoads) im Verhältnis zu Vorstellungen über den Ursprung Amerikanischer Bisons (Bison bison Linnaeus)*

Der Waldbüffel unterscheidet sich vom Präriebüffel in Haartracht und Körperform. Die Haartracht des Waldbüffels ist etwas geringer entwickelt, und Hinterläufe sowie Keulen sind größer und höher. Somit kann der Waldbüffel in seiner äußeren Erscheinung zwischen Wisent und Präriebüffel eingeordnet werden. Die Haartracht des Waldbüffels stimmt mit den Aussagen einer Theorie überein, welche die Evolution von Großsäugern in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung erklärt („dispersal theory", Geist 1971 b). Hier muß vorausgesetzt werden, daß der amerikanische Büffel vom Waldwisent, nicht aber vom Steppenwisent abstammt. Die verschiedenen Hypothesen werden diskutiert.

Der Unterschied zwischen Waldbüffelkühen und -bullen ist geringer als bei Präriebüffeln. Unterschiede zwischen den beiden Unterarten können auf ökologische Unterschiede zurückgeführt werden. Waldbüffel bevorzugen kleinere Flecken von Grasland als Präriebüffel.

Die typischen Merkmale des Waldbüffels sind nicht an jenen Individuen aus dem Yellowstone National Park zu finden, die im späten 19. Jahrhundert in Hayden Valley photographiert wurden.

Bei Mischlingen von Wald- und Präriebüffeln dominiert die Haartracht des Präriebüffels.

## Literature

Cowan, I. McT. (1936): Distribution and variation in deer (genus *Odocoileus*) of the Pacific coastal region of North America. California Fish and Game **22**, 155—246.

Estes, R. D. (1974): Social organization of the African Bovidae. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. Vol. 1. (V. Geist and F. Walther, eds.). IUCN new Series **24**, 166—205.

Flerov, C. C. (1965): Comparative craniology of recent representatives of the genus *Bison*. Bull. Moscow Naturalists **70** (1). (English transl., Boreal Institute, University of Alberta, Edmonton).

— (1967): On the origin of the mamlalian fauna in Canada. In: The Bering Land Bridge. (D. M. Hopkins, ed.). Stanford Univ. Press, 271—280.

— ZABLOTSKI, M. A. (1961): On the causative factors responsible for the change in bison range. Bull Moscow Naturalists 66, 99—109. (English transl. by. W. A. FULLER, University of Alberta).

FULLER, W. A. (1960): Behaviour and social organization of the wild bison of Wood Buffalo National Park, Canada. Arctic 13, 3—19.

— (1962): The biology and management of the bison of Wood Buffalo National Park. Canadian Wildlife Service Wildlife Management Bulletin series 1, no. 16.

GEIST, V. (1971 a): The relation of social evolution and dispersal in ungulates during the Pleistocene, with emphases on the Old World deer and the genus *Bison*. Quaternary Research 1, 283—315.

— (1971 b): Mountain Sheep. A Study in Behaviour and Evolution. Univ. Chicago Press.

— (1974 a): On the relation of social evolution and ecology in ungulates. Amer. Zool. 14, 205—220.

— (1974 b): On the relationship of ecology and behaviour in the evolution of ungulates: theoretical considerations. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. Vol. 1. (V. GEIST and F. WALTHER eds.). IUCN new series 24, 235—246.

GUTHRIE, R. D. (1970): Bison evolution and zoogeography in North America during the Pleistocene. Quarterly Review of Biology 45, 10—15.

HEPTNER, W. G.; NASIMOVICH, A. A.; BANNIKOV, A. G. (1961): Mammals of the Soviet Union (German transl.). Jena: G. Fischer.

JARMAN, P. J. (1973): The social organization of antelope in relation to their ecology. Behaviour 48, 215—226.

KURTÉN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicholson.

LOTT, D. F. (1974): Sexual and aggressive behaviour of adult male bison *(Bison bison)*. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. Vol. 1. (V. GEIST and F. WALTHER eds.). IUCN new series 24, 382—394.

MEAGHER, M. M. (1973): The Bison of Yellowstone Park. National Park Service, Sci. Monog. 1. Washington: U. S. Gouvernment Printing Office.

MCHUGH, T. (1972): The Time of the Buffalo. New York: Knopf.

SHACKLETON, D. M. (1973): Population Quality and Bighorn Sheep *(Ovis canadiensis canadensis* Shaw). Ph.D. diss., University of Calgary.

— HILLS L. V.; HUTTON, D. A. (1975): Aspects of variation in cranial characters of plains bison *(Bison bison bison* Linnaeus) from Elk Island National Park, Alberta. J. Mammal. 56, 871—887.

*Authors' addresses:* Prof. Dr. VALERIUS GEIST, Faculty of Environmental Design, University of Calgary, Calgary T2N 1N4, Alberta Canada; Dr. PETER KARSTEN, Calgary Zoo, St. George's Island, Calgary T2G 3H4, Alberta Canada

# BUCHBESPRECHUNGEN

DENTON, D. A.; COGHLAN, J. P. (eds.): **Olfaction and Taste.** Vol. V. New York — San Francisco — London: Academic Press 1975. 460 pp., $ 22.50.

Seit erstmals 1962 in Stockholm finden alle drei Jahre internationale Symposien zum Thema Geruch und Geschmack (ISOT) statt. Die wissenschaftlichen Beiträge und Diskussionen erscheinen in Folgebänden. Vorliegend werden die Ergebnisse des 5. ISOT von 1974 in Melbourne wiedergegeben. Die Themenkreise sind: Physiologie von süßem, saurem, salzigem und bitterem Geschmack, Ontogenese von Geschmack und Geruch, Chemorezeption bei aquatischen Tieren und bei Insekten, Geruch allgemein; Geruch bei Vögeln, Geruch und Pheromone im tierischen Verhalten. Die Darlegungen an Wirbellosen und Wirbeltieren sind Ergebnisse aus verschiedenen zoologischen Disziplinen. Der interessierte Säugetierkundler kann dem Buch sicherlich manchen nützlichen Hinweis über den modernen Wissensstand an Ratte, Maus, Hamster, Kaninchen, Katze, Affen und Mensch entnehmen.

D. KRUSKA, Hannover

RONALD, K.; HANLEY, L. M.; HEALY, P. J.; SELLEY, L. J.: **An annotated bibliography on the Pinnipedia.** DK-2920 Charlottenlund: International Council for the Exploration of the Sea, 1976. 785 + 9 unnumbered pages, dkr. 200.—.

This bibliography is really indispensable for the library of any institution where work is done on pinnipeds, and in view of its price, it also may not lack in the private library of a zoologist working on animals of this suborder. Approximately 9500 references on seals, sea lions and walruses dating from the time of HOMER and ARISTOTLE to 1975 are listed and cross-indexed. Next to the very detailed author index, there is a subject index on key words. Besides the latin names of the species, the main key words are: anatomy, behaviour, bibliography, biochemistry, captivity, circulatory system, cytology, digestive system, distribution, diving, ecology, embryology, endocrine system, genetics, growth, haematology, integument, legislation, management, migration, moult, nervous system, nutrition, parasitology, pathology, physiology, population dynamics, reproduction, respiratory system, sealing, sensory system, skeletal system, taxonomy, technology, thermoregulation, vision and vocalization. This list of the most important key words clearly shows the importance of the work.

After checking the bibliography one only can compliment the authors and one easily can excuse the spelling errors and mistakes (e. g. "Jahrgang" as the title of a journal; see publication 00186, E. ZUCKERKANDL, 1896), especially occurring in referring to German publications. An attentive reader can correct these faults without any trouble.

There is, however, another aspect of this bibliography that merits a discussion. In a number of organizations meeting regularly, it is the habit that the attendants produce "working papers", mostly preliminary studies, mimeographed or xeroxed in a limited number and distributed only to the others present at these meetings. Mostly these studies are marked "this paper cannot be cited without permission of the author" or a similar text. And although these studies are useful and sometimes even very important, they are in fact "bastard" publications. Sometimes authors use their working papers as a draft for an article to be published in the normal way but often they do not. If one has not attended the meeting, it is impossible or nearly impossible to obtain a copy of such a "working paper", as they are not present in public or other libraries. In the bibliography discussed here a large number of those working papers are listed and cross-indexed, e. g. the working papers produced for the ICNAF and ICES meetings. One wonders whether the mentioned papers are really "published" and whether it is correct to list them. For beginning scientists and for librarians they are at least a nightmare and I believe that the time has come to discuss internationally the problems raised by those "working papers". My private suggestion would be to disregard them until internationally a system has been set up allowing scientists to get copies of those papers. I realize that in this way a great deal of information "disappears" but the "public" aspect of science is too important to compromise in this matter.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

KUMERLOEVE, H.: **Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon.** Veröff. Zool. Staatssamml. München 18, 69–225 (1975).

Die beiden Arbeiten geben einen Überblick der heute in der Türkei, Syrien und dem Libanon lebenden Säugetiere sowie der dort in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. Erörtert werden die Belege und Literaturangaben über die Verbreitung und die derzeitige Beurteilung des taxonomischen Status bis zur Unterart, wie sie sich in der neuesten Literatur darstellt. Das Schrifttum ist mit viel Akribie sehr vollständig unter Einschluß im Druck befindlicher, noch nicht erschienener Arbeiten verwertet. Verbreitungskarten oder Maße wurden bewußt nicht aufgenommen. Dafür ging der Autor jedem noch so entlegenen Hinweis auf Quellen nach und klärte unter anderem den Aufbewahrungsort wichtiger Belege. Neben den Artenbesprechungen finden sich ein Abriß der säugetierkundlichen Erforschung der Länder, eine Liste der aus dem Gebiet beschriebenen Arten und Unterarten, ein chronologisch geordnetes Schriftenverzeichnis und alphabetische Verzeichnisse der wissenschaftlichen, deutschen und englischen Artnamen. Damit ist eine höchst wertvolle Übersicht über die Faunistik der Säugetiere in den betreffenden Ländern entstanden, die das Aufsuchen der einschlägigen Literatur sehr erleichtern wird.

J. NIETHAMMER, Bonn

# Veterinärmedizinische Parasitologie

Von Prof. Dr. Dr. h. c. JOSEF BOCH, Vorstand des Instituts für vergleichende Tropenmedizin und Parasitologie der Universität München, und Prof. Dr. RUDOLF SUPPERER, Vorstand des Instituts für Parasitologie und allgemeine Zoologie der Veterinärmedizinischen Universität Wien. 2., völlig neubearbeitete und erweiterte Auflage. 1977. 528 Seiten mit 160 Abbildungen und 20 Tab. Ganzleinen 98,– DM

Das von Boch und Supperer 1971 begründete Lehrbuch „Veterinärmedizinische Parasitologie" war bereits nach vier Jahren vergriffen. Es liegt nun in völlig neubearbeiteter und erweiterter Form wieder vor, jedoch wurde an dem bewährten Prinzip eines allgemeinen Abschnittes sowie eines nach Tierarten gegliederten speziellen Teiles festgehalten. Die Erkenntnisse der letzten Jahre machten eine vollständige Neufassung vieler Abschnitte und eine Erweiterung des Gesamtumfanges notwendig. Die Besprechung jeder einzelnen Parasitose wurde gegliedert in Morphologie, Entwicklung, Pathogenese, Diagnose und Bekämpfung; dabei fanden Fragen der Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Parasit, immunologische und serologische Probleme sowie die elektronenmikroskopische Darstellung von Ultrastrukturen mit ihrem besonderen Informationswert gebührende Berücksichtigung. Für jede Haustierart wurden die gebräuchlichen Anthelminthika mit Angaben über Dosierung, Applikationsform und Wirksamkeitsgrad auf die einzelnen Wurmgattungen in Tabellen zusammengestellt.
Die straff und übersichtlich gegliederte und mit einer vermehrten Zahl ausgezeichneter Abbildungen ausgestattete Neubearbeitung der „Veterinärmedizinischen Parasitologie" stellt eine wertvolle Grundlage für die tierärztliche Ausbildung und Fortbildung sowie ein ideales Nachschlagewerk dar für alle, die sich in Praxis, Forschung und Lehre mit parasitologischen Problemen beschäftigen.

# Lehrbuch der Veterinär-Physiologie

Von ARTHUR SCHEUNERT und ALFRED TRAUTMANN. 6., völlig neubearbeitete Auflage von Prof. Dr. KURT BRONSCH, Berlin, Prof. DDr. DDr. h. c. JOHANNES BRÜGGEMANN, München, Prof. Dr. HEINZ EDER, Gießen, Prof. Dr. HELMUT ERBERSDOBLER, München, Prof. Dr. KLAUS GÄRTNER, Hannover, Prof. Dr. DIETER GIESECKE, München, Prof. Dr. HANS HILL, Hannover, Univ.-Doz. Dr. GERHARD HOFECKER, Wien, Prof. Dr. Dr. h. c. VALENTIN HORN, Gießen, Prof. Dr. HEIKO HÖRNICKE, Hohenheim, o. Univ.-Prof. Dr. ALFRED KMENT, Wien, Dr. HANSPETER PETRY, München, Dr. HANS-PETER SALLMANN, Hannover, Prof. Dr. Dr. JÜRGEN SCHOLE, Hannover, Prof. Dr. HEINRICH SPÖRRI, Zürich, Prof. Dr. Dr. JÜRGEN TIEWS, Prof. Dr. GÜNTHER VOGEL, Köln, Prof. Dr. ANTONIUS WELS, Gießen, Prof. Dr. GÜNTER WITTKE, Berlin, Prof. Dr. KONRAD ZEROBIN, Zürich, Prof. Dr. HERMANN ZUCKER, München. 1976. 1012 Seiten mit 388 Abbildungen, 2 farbigen Tafeln und 146 Tabellen. Ganzleinen 220,– DM

Das von Scheunert und Trautmann begründete „Lehrbuch der Veterinär-Physiologie" gilt als das führende Standardwerk zum Studium an deutschsprachigen Universitäten und Hochschulen und fand darüber hinaus internationale Anerkennung.
Durch Zusammenarbeit einer großen Zahl kompetenter Wissenschaftler entstand so ein abgerundetes, den derzeitigen Kenntnissen entsprechendes modernes Lehrbuch, das nicht nur dem Studierenden Einblick in die Vielfalt der Lebensvorgänge gewährt, sondern auch dem bereits praktisch tätigen Tierarzt zahllose Anregungen vermittelt. Das Werk erhielt eine völlig neue Konzeption. Es wurde in allen Teilen gründlich überarbeitet, vollständig neu hinzugekommen ist das Kapitel über Verhaltens-Physiologie. Somit bietet dieses Lehrbuch eine zuverlässige Grundlage für die Arbeit auf allen Gebieten der Veterinär-Physiologie.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

---

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Ökologie der Tiere

Ein Lehr- und Handbuch in drei Teilen

Von Prof. Dr. Dr. h. c. FRITZ SCHWERDTFEGER, Göttingen

*In diesen Tagen erscheint in zweiter Auflage:*

## Band 1: **Autökologie**

Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. 2., neubearbeitete Auflage. 1977. 460 Seiten mit 268 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 120,– DM

Schwerdtfegers dreiteiliges Werk über die Ökologie der Tiere folgt dem Stufenbau des ökologischen Beziehungsgefüges: Der erste Band behandelt die Autökologie; der zweite Teil befaßt sich mit der Demökologie, den aus Angehörigen einer Art sich bildenden Populationen; Gegenstand des dritten Bandes ist die Synökologie, die Lehre von den aus mehreren bis vielen Arten zusammengesetzten Tiergemeinschaften. Jeder der drei Bände ist in sich abgeschlossen und auch ohne Kenntnis der anderen zu benutzen.

Der vorliegende erste Band, in zweiter Auflage weitgehend neu bearbeitet, behandelt die Beziehungen des Tieres als Individuum oder Repräsentant seiner Art zu den Gegebenheiten der Umwelt. Vorangestellt ist eine kurze Erörterung der Grundlagen der Ökologie, insbesondere ihrer Grundbegriffe. Der eingehenden Schilderung der Tier-Umwelt-Beziehungen ist die Gliederung der Umweltkomponenten in abiotische, trophische und biotische Faktoren zugrundegelegt. Die Einflüsse der einzelnen Faktoren, beispielsweise des Lichtes, der Nahrungsmenge oder der Parasiten, auf den Bau, die Leistungen und das Verhalten des Tieres werden unter dem Gesichtspunkt vorgeführt, die Relationen möglichst eindeutig zahlen- oder kurvenmäßig zu erfassen. Es ergibt sich so eine weitgehend quantitative Analyse der Tier-Umwelt-Beziehungen, die am Schluß ergänzt wird durch den Versuch, die Synthese der vielfältigen Einzelrelationen zum komplexen Tier-Umwelt-Gefüge zu vollziehen.

Die zweite Auflage, bei deren umfassender Bearbeitung kaum eine Seite unverändert geblieben ist, berücksichtigt die zahlreichen, zum Teil nachhaltigen neuen Erkenntnisse, die seit 1963, dem Erscheinungsjahr der ersten Auflage, in der Autökologie gewonnen worden sind. Das wesentliche Schrifttum, namentlich das englischsprachige, ist bis einschließlich 1975 verarbeitet und in rund 180 Zitaten nachgewiesen.

Das Buch wendet sich an alle Zoologen und Ökologen schlechthin, ferner an die Vertreter von Teildisziplinen wie der Entomologie, der Ornithologie, der Hydrobiologie, der Limnologie oder der Bodenzoologie sowie insbesondere auch der verschiedenen Sparten der angewandten Biologie: der angewandten Zoologie, der angewandten Entomologie, der Schädlingskunde, des Pflanzenschutzes, der Fischereilehre, der Jagdkunde und des Naturschutzes.

*Außerdem sind lieferbar:*

Band 2: Demökologie. Struktur und Dynamik tierischer Populationen. 1968. 448 Seiten mit 252 Abbildungen und 55 Übersichten. Leinen 98,– DM

Band 3: Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften. Mit einem Anhang: Mensch und Tiergemeinschaft. 1975. 451 Seiten mit 118 Abbildungen und 125 Übersichten. Leinen 98,– DM

VERLAG PAUL PAREY · · HAMBURG UND BERLIN



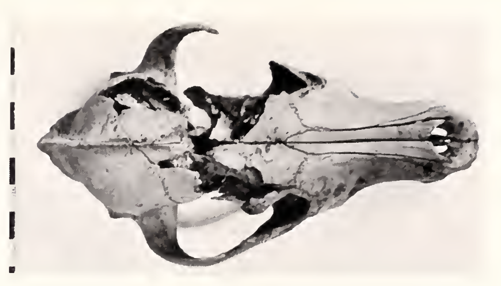


*Abb. 4 (links).* Schädel OL 2, Ansicht von oben. — *Abb. 5 (rechts).* Schädel OL 3, Ansicht von oben





*Abb. 6 (links).* Schädel OL 4, Ansicht von oben. — *Abb. 7 (rechts).* Schädel OL 5, Ansicht von oben

Amsterdam-Damrak.

Damrak: Kleiner (BL 133,6 mm), ziemlich leichtgebauter Schädel mit stark entwickelten Cristae sagittalis und occipitalis. Alter: jung. Vollständiges Gebiß (Abb. 9).

Utrecht.

U 1: Sehr kleiner (BL 101,2 mm), leichtgebauter Schädel mit gewölbtem Hirnschädel. Alter: jung. Nur links fehlt $P^1$ (Abb. 10).

U 2: Kleiner, leichtgebauter Schädel mit kurzer Crista sagittalis. Alter: jung. Vollständiges Gebiß, aber mit einwurzeliger $P^2$ (Abb. 11).

U 3: Kleiner (BL 123,9 mm), ziemlich leichtgebauter Schädel. Alter: jung. Vollständiges Gebiß (Abb. 12).

U 4: Kleiner (BL 118,5 mm), jugendlicher Schädel. Alter: 4 bis 5 Monate.





*Abb. 9 (oben).* Schädel Damrak 49, Seitenansicht mit Unterkiefer

*Abb. 8.* Schädel OL 7. a *(links unten).* Ansicht von oben. b *(links oben).* Seitenansicht

Dordrecht.

D 1: Mittelgroßer (BL 156 mm), schwergebauter Schädel, Alter: alt (± 12 Jahre). Vollständiges Gebiß (Abb. 13).

D 2: Schnauzteil, der große Übereinstimmung mit Schädel D 1 aufweist. Alter: jung. Vollständiges Gebiß.

Tabelle 8 gibt die Maße dieser Schädel. Dabei wurden die von Degerbøl (1927) aufgestellten Meßstrecken 1 bis 36 übernommen, ergänzt um die Maße 36 (größte Breite des Foramen magnum), 37 (größte Höhe der Orbitae) und 40 (Höhe des Hinterhauptdreiecks) von Petri (1961).





*Abb. 10 (links).* Schädel U 1, Ansicht von oben. — *Abb. 11 (rechts).* Schädel U 2, Ansicht von oben





*Abb. 12 (links).* Schädel U 3, Ansicht von oben. — *Abb. 13 (rechts).* Schädel D 1, Ansicht von oben

## Unterkiefer

Das erforschte Material enthält 14 Unterkiefer: 6 vollständige, 6 einzelne linke und 2 einzelne rechte Hälften. Von den Mandibulae stammen neun aus Amsterdam-St.-Olofs-Kapelle (numeriert OL 11—19), drei aus Utrecht (U 11—13) und je eine aus Dordrecht (D 3) und Amsterdam-Damrak. Von diesen Unterkiefern gehören fünf zu den Schädeln, und zwar OL 13 zu OL 2, OL 14 zu OL 3 und OL 15 zu OL 5 sowie U 13 zu U 3 und der Unterkiefer vom Damrak zu dem Damrak-Schädel.

Die Messungen wurden durchgeführt wie bei Petri (1961). Wenn beide Hälften vorhanden sind, sind nur die Maße der rechten Hälfte angegeben. Eine Ausnahme bildet der Unterkiefer vom Damrak, wo $P_1$ dex. fehlt, aber nicht $P_1$ sin.; die Maße, die dadurch für beide Hälften verschieden sind, sind einzeln aufgeführt (Tab. 9).

Mit Hilfe des Verfahrens von Brinkmann (1924) wurde die basale Schädellänge aus den Unterkiefermaßen berechnet. In denjenigen Fällen, in denen sowohl der

Schädel als der dazugehörige Unterkiefer vorhanden sind, stimmt die aus dem Unterkiefer berechnete basale Länge gut mit der tatsächlichen überein (Tab. 5).

N. B. Wegen des häufigen Auftretens von Oligodontie bei den Unterkiefern wurde auf die Anwendung der Methode von Dahr (1937) für die Berechnung der basalen Schädellänge verzichtet, weil dieses Verfahren von der Länge der Backenzahnreihe ausgeht.

*Tabelle 5*

**Vergleich der nach der Methode Brinkmann (1924) aus den Unterkiefermaßen errechneten Mittelwerte der Basallänge mit der tatsächlichen basalen Schädellänge**

| | Mittelwert Mandibula | Cranium | Differenz |
|---|---|---|---|
| OL 14 / OL 3 | 148.6 | 148.0 | + 0.6 |
| OL 15 / OL 5 | 145.4 | ± 141 | + ± 4.4 |
| U 13 / U 3 | 125.5 | 123.9 | + 1.6 |
| Damrak | 134.2 | 133.6 | + 0.6 |
| OL 13 / OL 2 | 116.4 | — | |

## Das postcraniale Skelett

Die Knochen des postcranialen Skeletts stammen ausschließlich aus Amsterdam-Olofs-Kapelle und Dordrecht. Insgesamt wurden 41, im allgemeinen vollständige, Knochen aufgefunden (Tab. 1).

Es wurde ein Versuch unternommen, zu einer Einteilung nach Gruppen und Typen der Hunde zu kommen, mit Hilfe der Daten in bezug auf das Gewicht, die Maße, die dazugehörige Widerristhöhe, den Länge/Breite-Index und das Verhältnis der




*Abb. 14.* Röhrenknochen des Typs 1 bis 7 (siehe Text). (Abb. 3—14: Photos I. P. P.)

distalen Gelenkflächen. Das Gewicht der Knochen erbrachte Gewichtsverhältnisse der verschiedenen Gruppen von Hunden. Für die Berechnung der Widerristhöhe wurden die Umrechnungsfaktoren nach HARCOURT (1974) benutzt, weil diese bei Knochen desselben Tieres ein größeres Maß von Übereinstimmung in der Körperhöhe erbrachten als das Verfahren nach KOUDELKA (1885). Der Länge/Breite-Index (= minimale Breite der Diaphyse × 100 : Länge) ist ein Maß für die Kompaktheit eines Knochens und ergibt z. B. bei einem Dackel einen Wert, der fast zweimal größer ist als bei einem Wolf (BÜCKNER 1971). Die Oberfläche der distalen Gelenkfläche (maximale Breite × maximale Dicke des Gelenks) wurde für die annäherungsweise Bestimmung der relativen Gewichte der Hunde benutzt (Tab. 10).

Der Vergleich der obenstehenden Daten miteinander ergab eine Einteilung der Hunde in drei Gruppen.

## Die Gruppeneinteilung

### *Gruppe A: Zwerghunde*

*Typ 1:* Femur D 428/575. Widerristhöhe (WRH): 25,7 cm; Länge/Breite-Index: 8,25

Der Knochen hat einem kleinen „Schoß"-Hündchen gehört, das etwa 1½ Jahre alt geworden ist (proximale Epiphyse gerade verwachsen). Der Hund hat einen relativ schweren Körper mit ziemlich schweren Knochen (für einen weiteren Vergleich siehe Typ 4).

*Typ 2:* Femur 32. Widerristhöhe: 28,4 cm; Länge/Breite-Index: 8,99

Auch Typ 2 wird von nur einem Femur gebildet, der massiver gebaut ist und eine viel breitere distale Epiphyse hat als der soeben beschriebene. Das Gewicht des Knochens ist ebenfalls größer, so daß der Unterschied mit Typ 1 in einem größeren Körpergewicht und längeren, wahrscheinlich etwa dickeren Beinen besteht. Auch dieser Hund ist etwa 1½ Jahre alt geworden, weil die proximale Epiphyse gerade verwachsen war.

*Typ 3:* Humerus U 4/8. Widerristhöhe: 28,3 cm; Länge/Breite-Index: 12,54

Es ist ausgeschlossen, daß dieser Humerus wegen des außerordentlich kompakten und massiven Baus zu den Typen 1, 2 oder 4 gehört. Der Knochen hat einem kleinen, aber schwergebauten Hund mit dicken, kurzen, krummen Beinen gehört. Die proximalen und distalen Epiphysen sind besonders groß und das Gewicht des Knochens ist zweimal größer als das des Knochens von Typ 2.

Der Knochen ist im Grunde der einzige, der sich sehr gut mit einem Hund aus unserer Zeit, nämlich dem Dackel, vergleichen läßt. Sowohl die Maße Länge/Breite-

*Tabelle 6*

**Vergleich der Maße (in mm) von Humerus U 4/8 mit Daten über rezente Dackel** (WAGNER 1929)

| | Variationsbreite | Mittelwert | U4/8 |
|---|---|---|---|
| Größte Länge | 80—87 | 83.5 (n = 4) | 90.1 |
| Größte Breite proximal | 30—34 | 31.8 | 33.8 |
| Größte Breite des Caput | 17—21 | 19.3 | 21.7 |
| Kleinster Umfang der Diaphyse | 28—38 | 32.8 | 37.8 |
| Größte Breite distal | 26—29 | 27.5 | 26.1 |

Index wie Widerristhöhe stimmen mit Angaben von Wagner (1929) und Bückner (1971) überein (Tab. 6). Dackel oder krummbeinige Hunde desselben Typs kennen wir ebenfalls aus Alt-Hannover (Müller 1959) und Lund (Ekman 1973).

*Tabelle 7*

**Unterkiefermaße der Zwerghunde**

| | Datierung | Total-länge | Länge der Backzahn-reihe | Ho. hinter M1 | BL. nach Brinkmann |
|---|---|---|---|---|---|
| Olof 17 | XIV B — XV a | 81.2 | 41.5 | 13.2 | 94.5 |
| Olof 18 | XIV B — XV a | 77.6 | 45.2 | 12.4 | 92.8 |
| Olof 19 | XIV B — XV a | 72.9 | 39.2 | 11.2 | 85.1 |
| Utrecht 11 | XIV B | 80.9 | 44.9 | 15.2 | 95.2 |
| Manching 1 | III—I BC | (78) | (46) | 15 | ±90 |
| Manching 66 | III—I BC | — | 46.5 | 15.5 | ±90 |
| Nekkerspoel | I BC | 88 | 53 | ± 15 | 104.6 |
| Tofting | IV—V AD | 88.5 | 49.0 | 14.0 | 105.9 |
| Hannover I | XI/XIV | 90 | 48 | 16 | 108 |

*Typ 4:* Femur T 15/15 und 43. Widerristhöhe: 29,4—30,0 cm; Länge/Breite-Index: 7,34—7,35

Zwei rechte Femora fallen wegen ihrer großen Schlankheit auf und wegen der Tatsache, daß der Trochanter major das Caput femoris nicht überragt, was bei allen übrigen Femora wohl der Fall ist. Die Hunde von Typ 4 zeigen große Ähnlichkeit mit denen von Typ 1, sind aber etwas schmächtiger und leichter. Auch die distale Gelenkfläche stimmt überein. Die Hunde von Typ 1 haben einen relativ schwereren Körper mit etwas kürzeren Beinen als die Hunde von diesem Typ.

*Gruppe B: Die kleinen Hunde*

Die Widerristhöhe dieser Gruppe, errechnet aus dem mittelalterlichen Material, variiert von 32—38 cm; der Großteil der Knochen des postcranialen Skeletts fällt in diese Gruppe.

*Typ 5:* Humerus 72/1, 72/2, U 3/6 und D 428/574; Femur 72/3, S 6/5, U 3/10; vermutlich gehören zu diesem Typ auch zwei unverwachsene Tibiae (S 6/5 und 52/2), ein Becken (T 7/1, 2) eine Scapula (U 4/7), 4 Wirbel, elf Rippen und ein Sacrum. Widerristhöhe: 32,8—37,8 cm; Länge/Breite-Index Humerus: 6,10—6,82; Länge/Breite-Index Femur: 6,37—7,06

Das Zusammenbringen der Humeri und der Femora in eine und dieselbe Gruppe beruht auf drei Argumenten. Erstens stammen 72/1, 72,2 und 72/3 von einem Individuum, zweitens liegen die errechneten Widerristhöhen im selben Bereich und drittens gibt es nur eine geringe Differenz zwischen den Länge/Breite-Indices von Humerus und Femur. Die Flächen der distalen Gelenke stimmen nicht überein, was sich jedoch aus dem großen Unterschied im Bau von Humerus und Femur erklären läßt.

Typ 5, in den etwa sieben lange Knochen einzureihen sind, vertritt vermutlich den üblichsten Hundetyp der mittelalterlichen Stadt; wegen des geringen Materials ist bei solchen Bemerkungen jedoch Vorsicht geboten. Die Gruppe besteht aus Hunden mit schlanken, relativ langen Beinen, und die distale Gelenkfläche der Femora ist im Durchschnitt 1,8mal größer als die der Hunde von Typ 4.

*Typ 6:* Humerus U 4/9. Wideristhöhe: 37,6 cm; Länge/Breite-Index: 8,01; Möglicherweise auch Becken 03/1,2

Der Humerus zeigt am meisten Übereinstimmung mit Typ 3. Die proximalen und distalen Epiphysen sind nahezu gleich groß, auch das Knochengewicht differiert wenig. Beide Knochen besitzen im Unterschied zu den übrigen Humeri keine Fossa olecranii, was auf geringe Mobilität des betreffenden Tieres deuten könnte. Der Unterschied in bezug auf die Widerristhöhe kommt durch den Unterschied im Länge/Breite-Index zum Ausdruck. Der Hund war sehr viel schwerer und kräftiger gebaut als die Hunde von Typ 5, die dieselbe Widerristhöhe haben.

### *Gruppe C: Die großen Hunde*

*Typ 7:* Radius D 428/159, D 428/160; Ulna D 428/482; Tibia D 428/139; Fibula D 428/318. Widerristhöhe: 58,4—61,4 cm; Länge/Breite-Index Radius: 7,85—8,53

Die Widerristhöhe ist erheblich, sie nähert sich dem Bereich verschiedener großer Rassen unserer Zeit (Boessneck et al. 1971): Airdale Terrier: 55—62 cm; Irischer Setter: 56—63 cm; Deutscher Schäferhund: 55—65 cm; Pointer: 53—63 cm.

Vergleiche mit den anderen Gruppen sind nicht möglich, weil Humerus und Femur in dieser Gruppe fehlen.

Auffällig ist die große Kluft, die es in bezug auf die Widerristhöhe zwischen den Gruppen B und C gibt: Es sind bei den Grabungen aus dem Mittelalter in den Niederlanden keine Hunde gefunden worden mit einer Höhe zwischen 38 und 58 cm. Auch in der Literatur ist diese Gruppe von Hunden noch nicht beschrieben worden.

In Abb. 15 ist die Widerristhöhe im Verhältnis zum Länge/Breite-Index für die Typen 1 bis 6 eingezeichnet. Die Regressionslinie ist für die Typen 1, 4 und 5 berechnet, die eine große Übereinstimmung im Bau zeigen. Die Typen 2 und 6 fallen deutlich aus diesem Rahmen und Typ 3 weicht extrem ab.

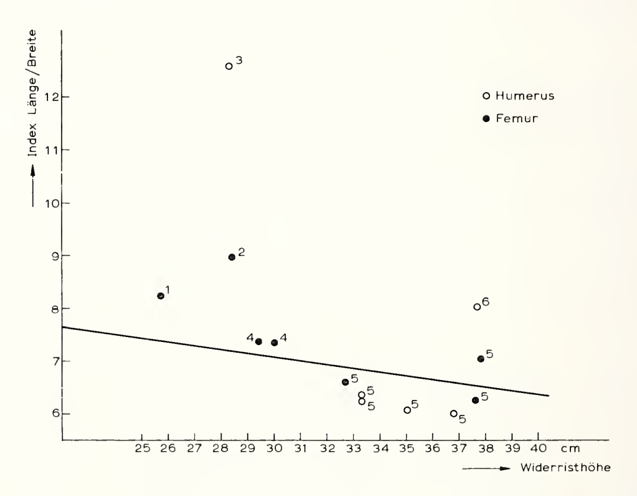



*Abb. 15.* Verhältnis zwischen Widerristhöhe und dem Längen/Breiten-Index der Typen 1—6. (Zeichnung I. P. P.)

## Diskussion

### Metrischer Vergleich

Für einen metrischen Vergleich des cranialen Hundeskeletts werden drei Methoden angewandt: a. Vergleich der basalen Schädellänge; b. Vergleich des Hirninhalts; c. Vergleich der inneren Hirnhöhlenlänge.

Die zweite Methode bietet einen besseren Vergleichsmaßstab (STOCKHAUS 1962), kann aber bei unserem Material nicht angewandt werden, weil von fast allen Exemplaren der Hirnschädel eingeschlagen ist. Die dritte Methode (u. a. verwendet von WAGNER 1930) ist aus technischen Gründen weniger geeignet: Die innere Hirnhöhlenlänge wird u. a. durch den Winkel bestimmt, unter dem der Meßschieber durch das Foramen magnum gesteckt wird, bis er die Siebplatte berührt: Man sieht nicht, was man mißt. Weil bei den niederländischen mittelalterlichen Hunden noch keine extreme Verkürzung des Gesichtsschädels auftritt, entschieden wir uns aufgrund der obenstehenden Erwägungen für einen Vergleich auf der Grundlage der basalen Schädellänge (Abb. 16).

Bei einem Vergleich der insgesamt 11 Schädel und 13 Unterkiefer entstehen 3 getrennte Gruppen: eine erste Gruppe mit Basallängen von 80—105 mm (2 Schädel und 4 Unterkiefer); eine zweite Gruppe (8 Schädel und 8 Unterkiefer) mit Basallängen von 115—150 mm. Die dritte Gruppe besteht aus nur einem Schädel und einem Unterkiefer mit Basallängen von 155—165 mm.

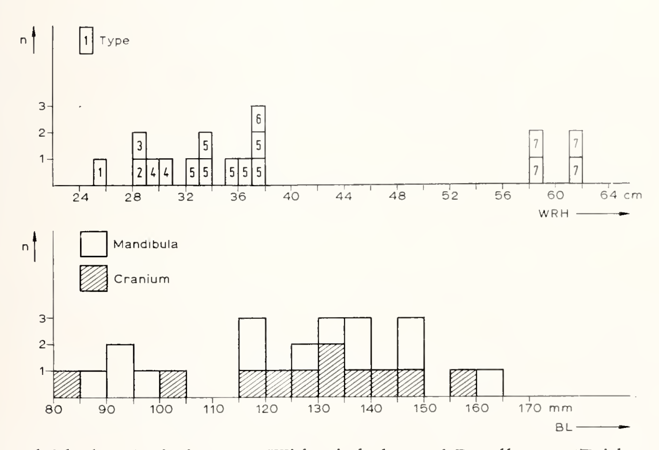



*Abb. 16.* Vergleich der Variation von Widerristhöhe und Basallänge. (Zeichnung I. P. P.)

### *Gruppe 1: Zwerghunde*

Zu dieser Gruppe kann man die Schädel OL 7 und U 2 und die Unterkiefer OL 17, OL 18, OL 19 und U 11 zählen.

Zwerghunde begegnen uns nördlich der Alpen erstmalig in der vorrömischen Eisenzeit. Beispiele sind das La Tène-Oppidum in Manching, Süddeutschland (BOESSNECK et al. 1971) und die Spät-La Tène-Siedlung in Nekkerspoel, Belgien (GAUTIER 1968). Wie selten Zwerghunde in dieser Zeit waren, geht aus der Tatsache hervor, daß von 3071 Hundeknochen aus Manching nur zwei Unterkiefer Zwerghunden zugesprochen werden konnten. Es ist sehr gut möglich, daß diese Schoßhündchen aus dem römischen Kulturkreis stammen (BOESSNECK et al. 1971). In Anbetracht der Datierung der kleinen ruralen Siedlung von Nekkerspoel, ± 100 v. Chr. bis zur römischen Invasion, könnte dieselbe Argumentation auch für die dort aufgefundene

Mandibula gelten. Weil keine postcranialen Skelettelemente vorhanden sind, konnte die Widerristhöhe dieser vorrömischen Schoßhündchen nicht berechnet werden.

In der Römerzeit ist das Vorhandensein von Schoßhündchen in unseren Breiten an verschiedenen Stellen mit Sicherheit festgestellt worden, sowohl anhand von Schädeln und Unterkiefern als auch anhand des postcranialen Skeletts. Erwähnenswert sind die Schädel aus Mainz (Hilzheimer 1932) und Valkenburg (Niederlande). Das Schädelfragment aus Valkenburg wird durch das Fehlen von sagittaler Crista und Processus supraorbitales gekennzeichnet (Clason 1967). Bei eingehenderem Studium der Maßtabellen der Valkenburger Hunde fallen ein Femur und eine Tibia auf, die eine Widerristhöhe von 28,5 bzw. 26 cm ergeben (berechnet nach Harcourt 1974). Ein Zwerghund aus Heidelberg (1. Jh.) hat eine Widerristhöhe von nur 19—20 cm (Lüttschwager 1965). Auch einige der Extremitäten aus Feddersen Wierde (1. bis 5. Jahrhundert) dürfen einer Zwergform zugerechnet werden (Heinrich 1974).

Ein Femur aus Oudenburg in Belgien (2.—4. Jh. n. Chr.) ergibt eine Widerristhöhe von ± 29 cm (Gautier 1972) und ein Humerus aus dem römischen Vicus von Saint-Mard im südöstlichen Belgien aus dem 1.—3. Jahrhundert stammt von einem ± 24 cm hohen Zwerghund (Gautier 1970). Aus etwas späterer Zeit (4.—5. Jh. n. Chr.) stammt ein Unterkiefer aus der Warft von Tofting (Nobis 1955). Aus den veröffentlichten Maßen kann eine basale Schädellänge von ± 106 mm errechnet werden. Mit Ausnahme der halburbanen Siedlung von Eketorp in Südschweden (Stenberger 1974) sind in Nordwest- und Nordeuropa in der poströmischen Zeit bis zum 9. Jahrhundert keine kleinen Hunde gefunden worden. Aus Hannover (11.—14. Jh.) stammt das unvollständige Skelett eines „dachsartigen" Hundes mit einer basalen Schädellänge (berechnet aus dem Unterkiefer) von ± 108 mm und einer Widerristhöhe von nur etwa 25 cm (Müller 1959). Aus dem Hannover des 15. Jahrhunderts stammen zwei kleine Schädel, von denen der eine eine Basallänge von 101 mm hat und durch einen runden Hirnschädel und fehlende Crista sagittalis und Processus supra-orbitales gekennzeichnet ist. Der zweite Hannoveraner Schädel ist etwas länger (108 mm), er besitzt relativ kräftige Muskelansatzlinien und eine deutliche Crista sagittalis. Aus diesem Grunde wird der Schädel vorläufig nicht zu den Zwerghunden gezählt. Die metrischen Merkmale der Zwerghunde-Mandibulae sind in Tabelle 7 verzeichnet.

Zusammenfassend: Die mittelalterlichen Zwerghunde, deren Kontinuität mit den römischen Zwerghunden zwar wahrscheinlich, aber noch nicht nachgewiesen ist, sind gekennzeichnet durch einen Schädel mit gerundetem Hirnschädel ohne Crista sagittalis und Muskelansatzlinien. Die Crista occipitalis ist schwach oder fehlt, und die Processus supraorbitales fehlen im allgemeinen ebenfalls. Manche Schädel haben ein „Stop". Die Basallängen variieren von ± 85 bis 105—108 mm. Die mittelalterlichen Zwerghunde haben meistens eine relativ lange, schmale Schnauze; stark verkürzte Schnauzen, wie sie etwa bei Pekinghündchen und Bologneser Hunden auftreten, scheinen noch nicht vorzukommen. Die Länge des Unterkiefers variiert von 72 bis 90 mm, die Länge der Backenzahnreihe von 39 bis 53 mm. Bei den Ober- und Unterkiefern geht die Kieferverkürzung in der Regel mit Oligodontie einher, manchmal mit Kulissenstellung. Die Widerristhöhen variieren von ± 25 bis ± 32 cm; innerhalb dieser Gruppe können drei Typen unterschieden werden, nämlich mit schlankem Bau (Typ 4), ziemlich schwerem Bau (Typen 1 und 2), bzw. sehr schwerem Bau mit krummen Beinen (Typ 3).

### *Gruppe 2: Kleine Hunde*

Aufgrund der Basallänge (115—150 mm) gehören zu dieser Gruppe 8 Schädel (OL 1, 3, 4, 5, 6, U 3 und 4, Damrak) und 8 Unterkiefer (OL 12—16, U 12 und 13 und Damrak); 2 fragmentarische Schädel (OL 2 und U 2), deren Basallänge nicht gemes-

sen werden konnte, können aufgrund ihrer restlichen Maße hier eingeordnet werden. Insgesamt ist diese Gruppe durch eine so große Verschiedenheit der Wuchsformen gekennzeichnet, daß wir auf eine Aufteilung in längere, breitere oder höhere Schädel verzichtet haben. Oligodontie tritt häufig auf. Die Heterogenität der Gruppe deutet einmal mehr darauf hin, daß im 14. Jahrhundert noch nicht von Rassen gesprochen werden kann im Sinne heutiger Anwendung (HERRE 1974). Dennoch ist wahrscheinlich, daß auch schon im Mittelalter bestimmte Hunde zu bestimmten Zwecken benutzt wurden. Die Widerristhöhe dieser kleinen Hunde betrug etwa 32—38 cm, wobei leicht und schwerer gebaute Typen unterschieden werden können.

### *Gruppe 3: Große Hunde*

Zu dieser Gruppe gehören ein vollständiger Schädel aus Dordrecht (D 1) und ein Unterkiefer aus Amsterdam (OL 11). Der fragmentarische Schädel aus Dordrecht zeigt im Schnauzteil eine so große Übereinstimmung mit Schädel D 1, daß er auch zu dieser Gruppe gezählt werden kann. Die Basallängen sind 156 bzw. 161 mm. Beide Schädel fallen durch ihren schweren und breiten Bau auf. Die Backenzähne stehen im Unter- und Oberkiefer mit Zwischenraum. Es ist fraglich, ob die Röhrenknochen, die in Dordrecht aufgefunden wurden und die auf eine Widerristhöhe von etwa 58—62 cm deuten, zu den Schädeln von Gruppe 3 gehören. Das Vorhandensein solcher ziemlich großer Hunde im Dordrechter Stadtkern könnte auf Verwendung als Jagdhund deuten.

## Mittelalterliche Hunde in europäischer Perspektive

In dem umfangreichen Material aus dem La Tène-Oppidum von Manching in Süddeutschland fanden sich drei Gruppen von Hunden (BOESSNECK et al. 1971): Zwerg-

| FUNDORT | DATIERUNG |
|---|---|
| ALT-HANNOVER II | XV |
| DORDRECHT | XIV - XVI |
| UTRECHT | XIV B |
| AMSTERDAM (ST. OLOFSKAPEL) | XIVd - XVa |
| AMSTERDAM (DAMRAK) | XIVa |
| ALT-HANNOVER I | XI - XIV |
| SØBORG | XII - XVI |
| LUND | XIA - XIV |
| HAITHABU | IX - XI B |
| VIBORG | IX - XI |
| HUSTERKNUPP | IX - X |
| QUEDLINBURG | IX |
| TRELLEBORG | VIII - XI |
| NAESTVED | VIII - XI |
| ERRINDLEV | VIII - XI |
| ELTVILLE | VII |
| TOFTING | IV - V |
| SKEDEMOSSE | III - IV |
| BARSBEK | I |

70 90 110 130 150 170 190 210 mm
Basallänge

*Abb. 17.* Variation der Basallänge frühgeschichtlicher und mittelalterlicher Hunde aus Nord- und Nordwesteuropa. (Zeichnung I. P. P.)

hunde (BL ± 90 mm), eine kleine Gruppe von feingliedrigen kleinen Hunden (BL 112,6—130 mm und WRH 30—40 cm) und eine sehr große Gruppe von großen Hunden (BL 135—191 mm und WRH 40—60 cm). Aus der Römerzeit ist bekannt, daß für den Gebrauch als Wach-, Schäfer-, Jagd-, Zug- und Schoßhunde gezielt gezüchtet wurde (Toynbee 1973). Auch morphologisch und metrisch ist die große Variationsbreite der römischen Hunde gründlich belegt und nachgewiesen (u. a. Boessneck 1958; Bökönyi 1974; Clason 1967; Harcourt 1974).

In Abb. 17 wird eine Übersicht gegeben über die Variantenskala der basalen Schädellänge von nordwest- und nordeuropäischen Hunden aus dem 1. bis 15. Jahrhundert; Funde aus römischen Besatzungsgebieten wurden darin nicht aufgenommen. Abb. 18 bringt eine entsprechende Übersicht auf der Grundlage der Widerristhöhe. In beiden Diagrammen können generell drei Phasen unterschieden werden:

### *Phase 1: 1. bis 10. Jahrhundert*

In dieser Phase finden sich überwiegend mittelgroße bis sehr große Hunde. Die hohe Variabilität der Römerhunde gibt es in dieser Zeit und in diesem Gebiet nicht. Es ist fraglich, ob es diese Variabilität außerhalb des direkten Einflußbereichs des Römischen Reiches jemals gegeben hat. Das Überwiegen von großen bis sehr großen Schädeln gilt z. B. auch für England, wo Harcourt (1974) eine Gesamtschädellänge von 173—232 mm angibt für Hunde aus der angelsächsischen Periode (5.—11. Jh.). Sein Frequenzdiagramm der Längenmaße der Röhrenknochen zeigt aber, daß es in jener Zeit auch einige kleinere Hundearten gab, von denen (noch) keine Schädel ausgegraben worden sind. Auch Bökönyi (1974) stellt ein allmähliches Verschwinden der römischen Hunderassen in Zentraleuropa zur Zeit der Völkerwanderung fest. Die von ihm mitgeteilten Maße sind die großer Hunde, aber er weist immerhin auf die mögliche Kontinuität kleiner Hunde hin. Früher schon kam Boessneck (1958) zu derselben Schlußfolgerung. Der Beweis für frühes stellenweises Auftreten kleiner Hunde wird durch die Funde von Eketorp erbracht, einer umwallten Siedlung mit urbanen Merkmalen in Südostschweden (etwa 350—700 n. Chr., Stenberger 1974, Vorbericht ohne Maßangaben).

Der besondere Platz, den der Hund in der Zeit der Völkerwanderung und im frühen Mittelalter einnahm, wird durch die Tatsache betont, daß eine Reihe der uns bekannten Funde aus Gräbern stammen, in denen ein Krieger mit seinem Pferd und manchmal mit seinem Hund bestattet wurde (Müller-Wille 1970). Diesen Brauch findet man in ganz Europa: die Wikingergräber von Errindlev und Naestved (Brinkmann 1921), das fränkische Grab von Eltville (Hemmer und von Denfer 1967) und das langobardische Grab von Hegykö in Ungarn (Bökönyi 1974).

Die übrigen Funde von Phase 1 stammen aus ruralen Siedlungen (Barsbek, Skedemosse, Trelleborg, Tofting) und Burgen (Quedlinburg, Husterknupp, Viborg), die sicherlich auch einen agrarischen Charakter trugen. (Die Funde wurden beschrieben von Nobis 1950; Boessneck et al. 1968; Degerbøl 1948; Nobis 1955; Herre und Siewing 1958; Møhl 1968). Dem kleinen Schädel aus Tofting wurde von Nobis (1955) direkter römischer Einfluß zugeschrieben. Viele der von van Giffen (1913) und Schoor (1890) beschriebenen sehr großen Warfhunde können wahrscheinlich in diese Phase datiert werden. Aus dem Obenstehenden kann also der Schluß gezogen werden, daß in Phase 1 gezielt große Hunde gezüchtet wurden. Aus schriftlichen Quellen ist bekannt, daß die Wohnkerne in dieser Zeit geringen Umfang hatten (wobei man an höchstens einige Dutzend Bauernhöfe und Vorratsscheunen zu denken hat). In solchen ländlichen Siedlungen brauchte man wahrscheinlich gute Wach-, Kampf- und Zughunde, und große Tiere sind dann eindeutig im Vorteil. Auch an den frühmittelalterlichen Fürstenhöfen bestand ein Bedürfnis nach großen Kampf-

hunden. So ließ, der schwedischen Ynglingssaga zufolge, König Olaf (10. Jh.) seine Feinde zum Teil verbrennen, zum Teil von wütenden Hunden zerreißen (HAUCK 1950). Aus der Analyse von Tierresten aus frühmittelalterlichen Fundkomplexen und aus schriftlichen Quellen geht hervor, daß die Jagd für die Nahrungsversorgung der Bauernbevölkerung allmählich eine immer geringere Rolle spielt und auf die Dauer zu einem adligen Prärogativ wird. Zusammen mit der Zunahme des Kulturlandes auf Kosten von Heide und Wald führte dies sicher zu einer Abnahme von Jagdhunden auf Bauernhöfen; in den Burgen und Schlössern waren aber nach wie vor Jagdhunde vorhanden. Auch die immer bessere Abgrenzung durch Umzäunungen oder Gräben hat möglicherweise zu einem Rückgang im Gebrauch von Schäferhunden geführt.

Daß in Nordwest- und Nordeuropa (mit Ausnahme von Eketorp) bisher noch keine Kontinuität kleiner Hunde nachgewiesen werden konnte, muß eine Folge des spezifisch agrarischen Charakters aller bisher erforschten Tierfundkomplexe sein.

### *Phase 2: 9. bis 11. Jahrhundert*

Zugleich mit dem Aufschwung städtischer Zentren über ganz Europa dehnt sich auch die Variationsbreite der Hundepopulationen wieder aus. Gute Beispiele dafür bieten der norddeutsche Handelsplatz Haithabu und der schwedische Bischofssitz Lund. Die sehr großen Hunde von Phase 1 kommen zwar noch vor, daneben gibt es aber auch viele kleinere Exemplare. In Lund wurden keine Zwerghunde gefunden. Nur in den größeren Bevölkerungskonzentrationen, wie sie in den Niederlanden zur karolingischen Zeit in Maastricht, Nimwegen, Dorestadt und Utrecht existierten (BLOK 1968), könnte der Nachweis einer größeren Variationsbreite erbracht werden. Systematische Erforschung der Tierreste der rezenten Grabung von Dorestadt kann darüber Aufschluß geben (W. PRUMMEL, Biologisch-Archäologisches Institut der Universität Groningen, in Vorbereitung).

| FUNDORT | DATIERUNG |
|---|---|
| DORDRECHT | XIV - XVI |
| AMSTERDAM (ST. OLOFSKAPEL) | XIVd - XVa |
| SØBORG | XII - XVI |
| ALT-HANNOVER I | XI - XIV |
| LUND | XI A - XIV |
| OLDENBURG | X - XI |
| HAITHABU | IX - XI B |
| VIBORG | IX - XI |
| HUSTERKNUPP | IX - X |
| TRELLEBORG | VIII - XI |
| NAESTVED | VIII - XI |
| ERRINDLEV | VIII - XI |
| BURGHEIM | VII - IX |
| ELTVILLE | VII |
| SKEDEMOSSE | III - IV |
| BARSBEK | I |
| BORNHOLM | II BC – VI AD |

20 30 40 50 60 70 cm
Widerristhöhe

*Abb. 18.* Variation der Widerristhöhe frühgeschichtlicher und mittelalterlicher Hunde aus Nord- und Nordwesteuropa. (Zeichnung I. P. P.)

*Tabelle 8* **Cranium-Maße**

| | OL 1 | | OL 2 | OL 3 | OL 4 | OL 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. Totallänge | 145 | | - | 170 | 152 | - |
| 2. Basallänge | 126.7 | | - | 148 | 134 | ± 141 |
| 3. Basicranialachse | 34.5 | | 36.5 | 39.7 | 38.1 | 37.3 |
| 4. Basifacialachse | 92.3 | | - | 106.4 | 96.8 | 105.3 |
| 5. Hirnschädellänge | 75.1 | | 76.1 | 88.3 | 82.5 | 85.0 |
| 6. Gesichtsschädellänge | 75.2 | | - | 87.0 | 74.9 | 86.5 |
| 7. Schnauzenlänge | 60.4 | | - | 74.5 | 63.2 | 74.2 |
| 8. Länge der Nasalia | 49.5 | | 50.0 | 66.2 | 54.3 | 65.4 |
| 9. Schnauzenlänge vom oberen Rand for. infraorb. $I_1$ | 44.5 | | - | 55.4 | 47.4 | 53.1 |
| 10. Gaumenlänge | 71.9 | | - | 83.3 | 76.4 | 79.4 |
| 11. Länge d. horiz. Teils der Gaumenbeine | 22.7 | | 20.0 | 27.5 | 26.1 | 24.2 |
| 12. Hinterrand for. magnum - Stirnmitte | 71.6 | | ± 71 | 81.0 | 75.2 | 79.5 |
| 13. Stirnmitte - Vorderrand $I^1$ Alveole | 82.4 | | - | 99.3 | 89.0 | 98.7 |
| 14. Schädelhöhe | 42.5 | | 42.0 | 47.5 | 44.5 | 48.5 |
| 15. Gesichtshöhe | 35.0 | | 31.0 | 40.0 | 37.0 | 40.0 |
| 16. Höhe über Foramen infraorbitale | 23.0 | | 19.5 | 24.0 | 23.5 | 25.0 |
| 17. Breite des Hinterhauptsdreiecks | 49.6 | | 46.8 | 55.9 | 53.9 | 54.6 |
| 18. Schädelbreite | 50.1 | | 47.9 | ± 52 | 51.0 | - |
| 19. Breite über Meatus acusticus ext. | 44.1 | | 44.7 | 51.8 | 48.9 | 51.4 |
| 20. Jochbogenbreite | 88.9 | | 77.6 | 91.4 | 87.5 | 96.0 |
| 21. Schläfenenge | 33.8 | | 30.2 | - | 33.4 | 36.8 |
| 22. Breite zwischen Orbitalfortsätzen | 40.0 | | - | - | - | 46.6 |
| 23. Kleinste Breite zwischen den Orbitae | 26.5 | | 24.8 | 35.6 | 28.0 | 31.7 |
| 24. Kleinste Gaumenbreite | 26.5 | | 23.6 | 29.1 | 27.7 | 30.2 |
| 25. Grösste Gaumenbreite | 52.1 | | 45.0 | 53.4 | 52.5 | 58.7 |
| 26. Breite über den Eckzähnen | - | | - | 31.8 | 31.3 | - |
| 27. Länge der Backzahnreihe | 41.3 | 48.6 | 43.9 | 58.2 | 49.5 | 53.7 |
| 28. Länge der Molaren | 14.3 | | 14.4 | 16.6 | 16.0 | 16.9 |
| 29. Länge der Prämolaren | 33.8 | 36.4 | 31.7 | 43.8 | 36.1 | 40.5 |
| 30. Länge des Reisszahns | 14.0 | | 13.1 | 16.1 | 14.5 | 15.8 |
| 31. Breite des Reisszahns | 6.1 | | 6.0 | 7.8 | 6.8 | 7.0 |
| 32. Länge von $P^3$ | 10.0 | | 8.3 | 11.1 | 10.8 | 10.2 |
| 33. Länge von $P^2$ | 8.1 | | 6.5 | 8.8 | 9.0 | 9.3 |
| 34. Länge von $P^1$ | - | | - | 4.0 | - | 4.7 |
| 35. Länge von $M^1$ | 8.6 | | 8.1 | 10.1 | 9.5 | 10.8 |
| 36. Länge von $M^2$ | 5.4 | | 5.0 | 5.6 | 5.8 | 6.3 |
| Grösste Breite des Foramen magnum | 15.3 | | 15.2 | 17.0 | 15.4 | 16.8 |
| Grösste Höhe der Orbitae | 26.8 | | - | 25.0 | 25.4 | 28.1 |
| Höhe des Hinterhauptsdreiecks | 33.9 | | 31.3 | 38.2 | 36.8 | - |
| Oligodontie | $P^1$ dex. $P^1$ sin. | | $P^1$ dex. | - | $P^1$ dex. $P^1$ sin. | - |
| Abkauung | + | | + | + | + | +++ |

*Tabelle 8* (Fortsetzung)

| | OL 6 | OL 7 | | U 1 | U 2 | U 3 | U 4 (juv.) | Damrak | D 1 | D 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | - | ± 96 | | 121.1 | - | 142.1 | 137.1 | 149.8 | 173.9 | - |
| 2. | 137.5 | ± 83.5 | | 101.2 | - | 123.9 | 118.5 | 133.6 | 156.0 | (± 162?) |
| 3. | 33.6 | 22.4 | | 27.2 | 34.4 | 35.0 | 30.7 | 44.3 | 43.1 | - |
| 4. | 104.4 | ± 60.5 | | 71.1 | - | 90.1 | 88.6 | 90.5 | 111.3 | 108.3 |
| 5. | - | 57.3 | | 68.5 | 72.0 | 73.8 | ± 78 | 73.6 | 92.1 | - |
| 6. | - | ± 45.5 | | 58.1 | - | 70.0 | ± 65 | 74.1 | 83.8 | 88.2 |
| 7. | 68.8 | ± 37.5 | | 48.7 | - | 61.1 | - | 64.4 | 71.2 | 76.6 |
| 8. | - | 30.0 | | 42.9 | 48.5 | 52.2 | - | 55.3 | 66.9 | 64.9 |
| 9. | 52.8 | ± 30 | | 37.1 | - | 44.1 | 41.4 | 46.1 | ± 53 | 54.0 |
| 10. | 84.3 | ± 50 | | 60.5 | - | 72.1 | 67.1 | 74.1 | 83.5 | - |
| 11. | 26.8 | 15.5 | | 19.3 | 20.7 | 23.6 | 20.8 | 23.0 | - | - |
| 12. | - | 56.0 | | 63.9 | 65.8 | 68.4 | 71.7 | 70.5 | (82.5) | - |
| 13. | - | ± 54.5 | | 71.4 | - | 83.8 | 79.2 | 85.1 | 97.2 | 101.2 |
| 14. | - | 38.7 | | 39.2 | 41.0 | 41.2 | 44.5 | 43.4 | 54.2 | 52.9 |
| 15. | - | 32.1 | | 33.0 | 32.5 | ± 35 | 36.5 | 40.3 | | |
| 16. | ± 25 | 15.0 | | 18.0 | 20.7 | 21.9 | 22.4 | 24.9 | 27.1 | 29.0 |
| 17. | 55.2 | 35.6 | | 41.1 | 46.9 | 47.6 | 51.2 | 51.8 | 59.1 | - |
| 18. | - | 45.2 | | 51.6 | 50.2 | 50.8 | 56.3 | 51.7 | 53.7 | - |
| 19. | 50.3 | 33.8 | | 38.2 | 43.6 | 42.4 | 43.4 | 47.3 | 55.7 | - |
| 20. | 87.7 | 60.1 | | 72.9 | 78.3 | 79.1 | - | 86.8 | 97.4 | - |
| 21. | - | 31.1 | | 31.5 | 31.2 | 33.5 | 37.6 | 32.8 | 35.0 | - |
| 22. | - | 31.2 | | 33.8 | 38.5 | 42.1 | 38.2 | 45.1 | 46.3 | - |
| 23. | - | 21.3 | | 22.8 | 25.6 | 27.4 | 26.4 | 30.2 | 32.7 | 32.2 |
| 24. | 29.8 | 19.5 | | 24.2 | ± 26.5 | 25.6 | - | 26.0 | 31.5 | 32.4 |
| 25. | 57.7 | 37.4 | | 46.4 | 52.3 | 47.9 | - | 54.2 | 59.1 | 61.5 |
| 26. | - | - | | 24.0 | ± 29.5 | 26.9 | - | 27.2 | 34.2 | 34.2 |
| 27. | 58.6 | 34.3 | 37.8 | 41.3 | 47.9 | 50.7 | - | 52.3 | 62.7 | 60.6 |
| 28. | 16.8 | 12.0 | | 13.0 | 14.6 | 13.8 | - | 12.9 | 14.8 | 16.0 |
| 29. | 44.5 | 24.6 | 27.9 | 31.4 | 36.3 | 39.6 | - | 41.7 | 49.0 | 46.6 |
| 30. | 15.5 | 10.9 | | 13.4 | 15.1 | 14.6 | - | 16.1 | 18.1 | 18.0 |
| 31. | 6.3 | 4.7 | | 4.7 | 5.7 | 6.0 | - | 6.6 | 8.1 | 7.4 |
| 32. | 9.3 | 6.8 | | 8.7 | 10.1 | 10.3 | - | 10.6 | 11.4 | 11.6 |
| 33. | 8.6 | 5.2 | | 6.2 | - | 8.2 | - | 7.2 | 10.7 | 9.7 |
| 34. | 4.0 | 2.8 | | 3.6 | 4.2 | 4.0 | - | 4.8 | 4.6 | 4.8 |
| 35. | 9.6 | 7.0 | | 7.6 | 8.7 | 9.0 | 9.2 | 10.3 | 11.0 | 12.1 |
| 36. | 6.7 | 2.7 | | 4.4 | 5.5 | 4.4 | - | 5.4 | 6.6 | 5.8 |
| | 15.1 | 12.9 | | 12.5 | 15.4 | 15.0 | 14.9 | 15.4 | 18.0 | - |
| | - | 22.0 | | 23.3 | 25.5 | 24.1 | - | 25.4 | 27.6 | - |
| | - | 26.0 | | 29.1 | 34.5 | 34.6 | 37.4 | 35.7 | 40.0 | - |
| | - | - | $P^1$ sin. | | | - | - | - | - | - |
| | | compaction | | | | | | | | |
| | ++ | + | | + | - | + | juv. | + | +++ | + |

*Tabelle 9*

**Mandibula-Maße**

| | OL 11 | OL 12 | OL 13 | OL 14 | OL 15 |
|---|---|---|---|---|---|
| 1. Abkauungsgrad | ++ | + | - | - | +++ |
| 2. Totallänge (Proc. cond. - $I_1$) | 134.5 | 111.3 | 98.2 | 124.0 | 117.1 |
| 3. Länge vom Proc. ang. bis Alveole $I_1$ | 134.2 | 111.8 | 97.3 | 123.2 | 117.2 |
| 4. Vom Einschnitt zwischen Proc. condyl. bis Alv. $I_1$ | 129.0 | 107.6 | 94.0 | 118.0 | 112.0 |
| 5. Proc. condyl. bis Hinterrand Alv. C | 116.6 | 94.5 | 84.0 | 107.9 | 106.8 |
| 6. Vom Einschnitt zwischen Proc. cond. und ang. bis Hinterrand Alv. C | 111.0 | 91.5 | 80.0 | 102.0 | 101.5 |
| 7. Proc. ang. bis Hinterrand Alveole C | 117.4 | 95.3 | 83.6 | 106.9 | 106.6 |
| 8. Höhe des aufsteigenden Astes | 53.4 | 41.0 | 37.3 | 47.5 | 47.0 |
| 9. Höhe des Körpers hinter $M_1$ | 21.7 | 17.0 | 15.6 | 17.8 | 19.9 |
| 10. Höhe des Körpers zwischen $P_2$ und $P_3$ | 18.8 | 16.1 | 13.0 | 15.7 | 17.1 |
| 11. Länge vom Hinterrand $M_3$ bis Hinterrand Alveole C | 77.3 | 63.8 | 54.0[ab] | 66.4[a] | 69.5 |
| 12. Länge der Backzahnreihe | 71.0 | 58.1 | 49.0[ab] | 62.0[a] | 64.3 |
| 13. Länge $P_2$ - $M_3$ | 65.8 | 58.0 | 49.0[a] | 57.5[a] | 59.2 |
| 14. Länge der Molarreihe | 32.9 | 29.1 | 23.2[a] | 26.0[a] | 30.7 |
| 15. Länge der Prämolarreihe | 38.8 | - | 26.2[b] | 34.9 | 34.0 |
| 16. Länge $P_2$ - $P_4$ | 34.0 | 29.3 | 26.2 | 31.0 | 29.0 |
| 17. Länge des Reisszahns | 20.5 | 18.0 | 16.5 | 18.5 | 18.5 |
| 18. Breite des Reisszahns | 8.0 | 7.5 | 5.9 | 6.6 | 7.8 |
| 19. Grösste Dicke des Kiefers | 10.7 | 8.8 | 7.6 | 9.5 | 11.1 |
| 20. Oligodontie | - | $P_1$ sin. | $P_1$ sin.<br>$M_3$ dex.<br>$M_3$ sin. | $M_3$ dex. | - |
| 21. Basallänge nach Brinkman (3) x 1.21 | 162.7 | 135.2 | 117.7 | 149.0 | 141.8 |
| (5) x 1.37 | 159.8 | 129.4 | 115.0 | 147.8 | 146.3 |
| (6) x 1.46 | 162.3 | 133.5 | 117.9 | 148.9 | 148.1 |
| 22. Basallänge dazugehörende Schädel | - | - | - | 148.0 | ±141 |
| | | | (OL 2) | (OL 3) | (OL 5) |

[a] ohne $M_3$; [b] ohne $P_1$.

*Phase 3: 12. bis 15. Jahrhundert*

Funde aus den Stadtkernen von Hannover, Amsterdam, Dordrecht und Utrecht beweisen, daß die großen Hunde mit basalen Schädellängen von 180 mm und mehr den kleinen bis mittelgroßen Hundearten ihren Platz haben abtreten müssen. Die metrische Variation dieser Hunde ist groß, ebenso wie die ihres Äußeren, wie aus

*Tabelle 9* (Fortsetzung)

| | OL 16 | OL 17 | OL 18 | OL 19 | U 11 | U 12 | U 13 | D 3 | Damrak |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | ++ | + | + | (+) | (+) | + | + | - | + |
| 2. | 116.6 | 81.0 | 79.5 | 72.5 | 81.6 | 99.3 | 103.7 | 113.2 | 110.6 |
| 3. | 116.2 | 81.2 | 77.6 | 72.9 | 80.9 | 98.0 | 104.9 | 113.0 | 111.3 |
| 4. | 108.0 | 77.0 | 73.4 | 69.8 | 77.9 | 96.6 | 100.4 | 109.3 | 106.8 |
| 5. | 98.8 | 67.0 | 67.9 | 60.6 | 68.4 | 84.8 | 90.2 | 100.1 | 95.7 |
| 6. | 95.5 | 64.2 | 62.8 | 57.7 | 64.4 | 81.0 | 86.5 | 95.0 | 92.4 |
| 7. | 102.7 | 68.2 | 66.5 | 60.9 | 67.4 | 83.6 | 91.1 | 99.3 | 96.6 |
| 8. | 48.8 | 34.0 | 30.7 | 29.1 | 33.3 | 38.3 | 39.5 | 44.5 | 41.2 |
| 9. | 18.1 | 13.2 | 12.4 | 11.2 | 15.2 | 14.7 | 15.1 | 18.4 | 17.0 |
| 10. | 15.0 | 11.2 | 9.9 | 10.2 | 11.6 | 13.0 | 14.2 | 14.0 | 14.6 |
| 11. | 69.0 | 46.2[ab] | 47.4 | 41.3[ab] | 47.6[a] | 58.9 | 59.0[a] | 64.4[a] | 66.2[b] |
| 12. | 62.9 | 41.5[ab] | 45.2 | 39.2[ab] | 44.9[a] | 56.8 | 54.8[a] | 60.3[a] | 57.4[b] (61.4) |
| 13. | 59.1 | 41.5[a] | 42.0 | 39.2[a] | 41.5[a] | 53.1 | 51.3[a] | 55.7[a] | 57.4 (57.5) |
| 14. | 29.0 | 19.0[a] | 22.4 | 19.7[a] | 21.0[a] | 26.2 | 23.2[a] | 23.7[a] | 29.8 |
| 15. | 35.3 | 23.2[b] | 23.7 | 20.6[b] | 25.5 | 30.7 | 31.2 | 36.0 | 28.5[b] (31.7) |
| 16. | 31.8 | 23.2 | 20.3 | 20.6 | 22.0 | 27.3 | 27.7 | 29.8 | 28.5 (28.5) |
| 17. | 17.3 | 12.8 | 13.0 | 13.5 | 14.7 | 15.9 | 16.6 | 16.9 | 18.0 |
| 18. | 7.4 | 5.2 | 5.2 | 5.2 | 6.0 | 6.7 | 6.1 | 7.0 | 7.1 |
| 19. | 9.6 | 6.2 | 6.5 | 6.4 | 7.2 | 8.3 | 7.7 | 8.9 | 9.4 |
| 20. | - | $P_1$ dex.<br>$P_1$ sin.<br>$M_3$ dex.<br>$M_3$ sin. | - | $P_1$ dex.<br>$M_3$ dex. | $M_3$ sin.<br><br>+ | - | $M_3$ sin.<br><br>+ | $M_3$ sin. | $P_1$ dex. |
| 21. | 140.6 | 98.2 | 93.8 | 88.2 | 97.9 | 118.5 | 126.9 | 136.7 | 134. |
| | 135.5 | 91.7 | 93.0 | 83.0 | 93.7 | 116.1 | 123.5 | 137.1 | 131 |
| | 139.4 | 93.7 | 91.6 | 84.2 | 94.0 | 118.8 | 126.2 | 138.7 | 134.9 |
| | 138.5 | 94.5 | 92.8 | 85.1 | 95.2 | 117.8 | 125.5 | 137.5 | 134.2 |
| 22. | - | - | - | - | - | - | 123.9<br>(U 3) | - | 133.6<br>(Damr.) |

[a] ohne $M_3$; [b] ohne $P_1$; (.) linke Hälfte.

den vielen Abbildungen von Hunden auf gotischen Handschriften hervorgeht (RANDALL 1966). Zwerghunde kommen regelmäßig vor. Die Verschiebung von großen zu im Durchschnitt erheblich kleineren Hunden kann eine Folge von veränderten sozialen Verhältnissen sein. In den dichtbevölkerten Stadtzentren herrscht kein Bedürfnis mehr nach großen Kampfhunden, wohl aber nach kleinen Kläffern. Vielleicht wurden in den Städten auch kleine Hunde bei der Bekämpfung der Hausratte ein-

*Tabelle 10*

**Das postcraniale Skelett**

Scapula

| | U4/7 |
|---|---|
| Kleinste Länge am Hals | 20.4 |
| Grösste Länge am Proc. articularis | 23.4 |
| Länge der Gelenkfläche | 20.6 |
| Breite der Gelenkfläche | 13.1 |

Humerus

| | 72/1 | 72/2 | U3/6 | U4/9 | U4/8 | D428/574 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. Grösste Länge | 107.0 | 107.0 | 115.1 | 117.3 | 90.1 | 109.8 |
| 2. Durchmesser proximal | 17.8 | 17.7 | 19.3 | 21.2 | 22.2 | 19.4 |
| 3. Grösste Breite proximal | 22.7 | 22.1 | 29.5 | 31.5 | 33.8 | 25.3 |
| 4. Kleinste Breite der Diaphyse | 7.3 | 7.2 | 7.5 | 9.4 | 11.0 | 6.7 |
| 5. Grösste Breite distal | 20.6 | 20.8 | 24.5 | 26.0 | 26.1 | 20.7 |
| 6. Breite der Trochlea | 13.7 | 13.3 | 15.7 | 17.1 | 17.0 | 14.0 |
| 7. Widerristhöhe nach Harcourt (1974) | 33.3 | 33.3 | 36.8 | 37.6 | 28.3 | 35.0 |
| 8. Index $\frac{4 \times 100}{1}$ | 6.82 | 6.72 | 6.51 | 8.01 | 12.54 | 6.10 |
| 9. Gewicht (in Gramm) | 11.5 | 11.3 | 14.0 | 20.8 | 16.0 | 8.7 |
| 10. Oberfläche distale Gelenkfläche | 307.5 | 306.9 | 428.9 | 519.6 | 515.6 | 286.1 |

Radius*

| | D428/159 | D428/160 |
|---|---|---|
| 1. | 186.3 | 178.2 |
| 3. | 20.0 | 19.4 |
| 4. | 15.9 | 14.0 |
| 5. | 27.4 | 26.0 |
| 7. | 61.2 | 58.6 |
| 9. | 33.4 | 26.5 |

Ulna

| | D428/482 |
|---|---|
| 1. | (208) |
| 7. | 58.4 |

* Für Radius, Ulna, Femur, Tibia und Fibula (siehe Humerus).

gesetzt, die hier erst im Mittelalter eingeführt wurde. Mit der Zunahme des Wohlstandes nimmt auch die Zahl kleiner „Luxus"-Hunde zu (vgl. die Zunahme von z. B. Zwergpudeln in den sechziger Jahren dieses Jahrhunderts). So befanden sich die Schädel aus Utrecht, die alle Zwerg- oder sehr kleinen Hunden angehörten, zwischen den Abfällen eines reichen Haushalts, wie die Tonware und die viele Glasware zeigen (mündl. Mitteilung von Herrn Hoekstra).

*Tabelle 10* (Fortsetzung)

Femur

| | U3/10 | S6/5 | 72/3 | T15/15 | 43 | 32 | D428/575 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. | 124.0 | 124.6 | 108.5 | 97.9 | 99.4 | 94.5 | 86.0 |
| 3. | 25.6 | 27.1 | 23.0 | 18.4 | 18.7 | 24.9 | 20.0 |
| 4. | 7.9 | 8.8 | 7.2 | 7.2 | 7.3 | 8.5 | 6.9 |
| 5. | 22.8 | 23.1 | 19.0 | 16.1 | 17.0 | 23.5 | 17.8 |
| 7. | 37.6 | 37.8 | 32.8 | 29.4 | 30.0 | 28.4 | 25.7 |
| 8. | 6.37 | 7.06 | 6.63 | 7.35 | 7.34 | 8.99 | 8.25 |
| 9. | 13.5 | 17.4 | 8.4 | 4.5 | 5.5 | 8.5 | 6.2 |
| 10. | 517.4 | 522.0 | 353.3 | 252.8 | 270.5 | 475.1 | 305.7 |

Tibia

| | D428/139 |
|---|---|
| 1. | 207.0 |
| 3. | 37.8 |
| 4. | 15.5 |
| 5. | 23.0 |
| 7. | 61.4 |
| 9. | 50.9 |
| 10. | 905.3 ** |

Fibula

| | D428/318 |
|---|---|
| 1. | 195.2 |

** proximal.

In der dänischen Burg Søborg (Degerbøl 1946) wurden Schädel von großen Hunden gefunden, die sich aus dem agrarischen Charakter der Burg erklären lassen (vgl. die Burgen von Phase 1). Leider konnte das Fortbestehen während Phase 3 von großen und sehr großen Hunden in isolierten Bauernhöfen und Bauerndörfern mangels Ausgrabungen solcher Komplexe noch nicht nachgewiesen werden. Es ist äußerst wichtig, daß auch bei mittelalterlichen Grabungsobjekten die Tierreste sorgfältig gesammelt und studiert werden, können sie uns doch viele Informationen über die damalige Ökologie und die sozialen Verhältnisse verschaffen. Der Zusammenhang, der zwischen der Art der Siedlung und der Größe der Hunde zu bestehen scheint, und die negative Korrelation zwischen dem Wohlstand der individuellen Stadtbewohner und der Größe ihrer Hunde können nur dann überprüft werden, wenn die „Archäologen des Mittelalters" das Material dazu bereitstellen.

## Zusammenfassung

Es werden Knochenfunde von Hunden aus dem späten Mittelalter behandelt, die in westniederländischen Stadtkernen gefunden worden sind: in Amsterdam, Utrecht und Dordrecht. Die Knochenfunde — insgesamt 70 Schädel, Unterkiefer und postcraniale Skeletteile — können mindestens 24 Individuen zugeschrieben werden. Die Verteilung in Altersgruppen läßt

erkennen, daß fast 77 % der Tiere jung gestorben sind. In einigen Fällen konnte die Todesursache festgestellt werden. Oligodontie ist sehr häufig. Das Schädelmaterial ist hinsichtlich der Größe und der Wuchsform sehr unterschiedlich. Anhand des postcranialen Skelettes (Widerristhöhe) ist eine Aufteilung in drei Gruppen (Zwerghunde, kleine und große Hunde) und in 7 Typen möglich. Auch die Schädel und Unterkiefer können in drei Gruppen eingeteilt werden (Zwerghunde, kleine und große Hunde). Ein direkte Verbindung zwischen Schädelgröße und Widerristhöhe läßt sich jedoch nicht herstellen. Anhand einer Übersicht über die Variationen der Basallänge und der Widerristhöhe werden für Hunde in Nordwest- und Nordeuropa drei entwicklungsgeschichtliche Phasen unterschieden: Phase 1: 1.—10. Jh., Phase 2: 9.—11. Jh., Phase 3: 12.—15. Jh. Es wird gezeigt, daß zwischen dem Siedlungstyp und der Größe der dort gefundenen Hunde ein Zusammenhang besteht. Ferner gab es wahrscheinlich eine negative Korrelation zwischen dem Besitzstand des individuellen Stadtbewohners und der Größe seines Hundes.


## Summary

*Mediaeval dogs from the Netherlands*

A study was made of dog remains dating from the late middle ages found in the town centres of Amsterdam, Utrecht and Dordrecht in the western Netherlands. A minimum number of 24 individuals is represented by the bone remains, comprising a total of 70 skulls, mandibulae and post-cranial skeletal elements. The age distribution shows that almost 77 % of the animals died at a young age. In several cases the cause of death could be ascertained. There is a high frequency of oligodontia. There is a considerable variation within the skull material, as regards both size and growth pattern. On the basis of a post-cranial skeletal parameter (withers-height) the animals could be divided into 3 groups (dwarf, small and large dogs) and 7 types. The skulls and mandibulae could also be divided into 3 groups (dwarf, small and large dogs), although it has not been possible to find any direct correlation between skull size and withers-height. On the basis of a survey of variation in basal skull length and withers-height, three phases can be distinguished in the developmental history of dogs in northwest and northern Europe: phase 1: 1st—10th centuries; phase 2: 9th—11th centuries and phase 3: 12th—15th centuries. A relationship is apparent between the type of a human settlement and the size of the dogs found there. Furthermore there is probably a negative correlation between the welfare of the individual town inhabitants and the size of their dogs.


## Literatur


ALTENA, H. H. VAN REGTEREN, ed. (1972): Vondsten onder de Sint Olofskapel. Amsterdam; Instituut voor Prae- en Protohistorie van de Universiteit van Amsterdam.

BLOK, D. P. (1968): De Franken. Hun optreden in het licht der historie. Fibulareeks **22.** Bussum: Van Dishoeck.

BOESSNECK, J. (1955): Angeborene Oligodontie bei vor- und frühgeschichtlichen Haustieren sowie ein Beitrag zur Frage der Oligodontie bei Haustieren und ihren Wildverwandten. Tierärztl. Umschau **10,** 138—141, 165—168, 202—205.

— (1958): Zur Entwicklung vor- und frühgeschichtlicher Haus- und Wildtiere Bayerns im Rahmen der gleichzeitigen Tierwelt Mitteleuropas. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns **2.** München: Tieranatomisches Inst. Universität.

BOESSNECK, J.; DRIESCH-KARPF, A. VON DEN; GEJVALL, N. GR. (1968): Die Knochenfunde von Säugetieren und vom Menschen. The archaeology of Skedemosse III. Stockholm: Almquist und Wiksell.

BOESSNECK, J., DRIESCH-KARPF, A. VON DEN; MEYER-LEMPENAU, U.; WECHSLER-VON OHLEN, E. (1971): Die Tierknochenfunde aus dem Oppidum von Manching. Die Ausgrabungen in Manching **6,** Wiesbaden: Franz Steiner.

BÖKÖNY, S. (1974): History of domestic mammals in central and eastern Europe. Budapest: Akadémiai Kiadó.

BREE, P. J. H. VAN; SINKELDAM, E. J. (1969): Anomalies in the dentition of the fox, *Vulpes vulpes* (LINNAEUS, 1758), from continental Western Europe. Bijdragen tot de Dierkunde **39,** 3—5.

BRINKMANN, A. (1921): Canidenstudien I—III. Videnskab. Medd. Dansk naturhist. Forening København **72,** 1—45.

— (1924): Canidenstudien V—VI. Bergens Museums Aarbok 1923—24. Naturvidenskab. raekke **7,** 3—57.

BUCKNER, H.-J. (1971): Allometrische Untersuchungen an den Vorderextremitäten adulter Caniden. Zool. Anz. **186,** 11—46.

Clason, A. T. (1967): Animal and man in Holland's past. Palaeohistoria **13**, 3—247.
Dahr, E. (1937): Studien über Hunde aus primitiven Steinzeitkulturen in Nordeuropa. Lunds Univ. Årsskrift (NF Avd 2) **32**.
Degerbøl, M. (1927): Über prähistorische, dänische Hunde. Videnskab. Medd. Dansk naturhist. Forening København **84**, 2—71.
— (1946): Dyreknogler fra Borggraven ved Søborg Slot. Traek af Husdyrholdet i Middelalderen. Fra det Gamle Gilleleje 1946, 77—88.
— (1948): Dyreknogler fra Trelleborg. Nordiske Fortidsminder **4**, 241—264.
Ekman, J. (1973): Early mediaeval Lund — the fauna and the landscape. Archaeologica Lundensia **5**, 7—110.
Gautier, A. (1968): The animal remains from the La Tène settlement Nekkerspoel (Malines, prov. Antwerp). Helinium 7, 241—258.
— (1970): Les restes d'animaux du vicus romain de St-Mard (province de Luxembourg, Belgique). Pays gaumais **31**, 183—194.
— (1972): Dierenresten van het laatromeins grafveld te Oudenburg (prov. West-Vlaanderen, België). Helinium **12**, 162—175.
Giffen, A. E. van (1913): Iets over terpen en den Terphond. Handelingen van het XIVe Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres, 4e sectie, 468—481.
Habermehl, K.-H. (1961): Die Altersbestimmung bei Haustieren und beim jagdbaren Wild. Hamburg—Berlin: Paul Parey.
Harcourt, R. A. (1974): The dog in prehistoric and early historic Britain. J. Archaeolog. Science **1**, 151—175.
Hauck, E. (1950): Abstammung, Ur- und Frühgeschichte des Haushundes. Prähist. Forsch. **1**, 5—164.
Hemmer, H.; Denffer, D. von (1968): Ein Hundeskelett aus dem fränkischen Gräberfeld von Eltville (Rheingau). Säugetierkundl. Mitt. 16, 171—178.
Herre, W. (1974): Hunderassen — Rassenhunde — zoologisch gesehen. Tierärztl. Prax. **2**, 453—458.
Herre, W.; Siewing, G. (1958): Die Tierreste der Motte „Husterknupp" bei Frimmersdorf. In: A. Herrnbrodt (Hrsg.), Der Husterknupp. 201—208. Köln—Graz: Böhlau.
Heinrich, D. (1974): Die Hunde der prähistorischen Siedlung Feddersen Wierde. Z. Säugetierkunde 39, 289—312.
Hilzheimer, M. (1933): Die Tierreste. Römisch-Germanische Forsch. **6**, 122—130.
Koudelka, F. (1886): Das Verhältnis der ossa longa zur Skelethöhe bei den Säugethieren. Verhand. naturforsch. Vereines Brünn **24**, 127—153.
Lüttschwager, J. (1965): Ein Zwerghund aus dem römischen Gräberfeld an der Berliner Straße zu Heidelberg-Neuenheim. Z. Säugetierkunde 30, 24—30.
Møhl, U. (1968): Knoglematerialet fra Pedersstraede; Viborg. Kuml 1968, 83—92.
Müller, H.-H. (1959): Die Tierreste von Alt-Hannover. Hannoversche Geschichtsblätter N. F. **2**, 185—259.
Müller-Wille, M. (1970—1971): Pferdegrab und Pferdeopfer im frühen Mittelalter. Berichten van de Rijksdienst voor het Oudheidkundig Bodemonderzoek 20—21, 119—248.
Nobis, G. (1950): Studien an frühgeschichtlichen Hunden. In: W. Herre (Hrsg.), Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie. Zool. Anz. Erg. Bd. **145**, 672—696.
— (1955): Die Haustiere von Tofting. Offa 12, 114—134.
Petri, W. (1961): Neue Funde des Hundes aus dem keltischen Oppidum von Manching. Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns **10**. München: Tieranatomisch. Inst. Universität.
Randall, L. M. C. (1966): Images in the margins of Gothic manuscripts. Berkeley — Los Angeles: Univ. of California Press.
Schoor, W. K. J. (1890): De praehistorische honden der terpen. De Vrije Fries 17, 115—141.
Stampfli, H. R. (1961): Die Tierreste der slawischen Siedlungen Oldenburg in Holstein und Scharstorf. Offa 17/18, 109—124.
Stenberger, M. (1974): Eketorp, Entwicklung und wirtschaftliche Bedeutung. Vor- und Frühformen der europäischen Stadt im Mittelalter. 7—18. Symposium Reinhausen II. Göttingen: Vandenhoek und Ruprecht.
Stockhaus, K. (1962): Zur Formenmannigfaltigkeit von Haushundschädeln. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. 77, 223—228.
Toynbee, J. M. C. (1973): Animals in Roman art and life. London: Thames and Hudson.
Wagner, K. (1930): Rezente Hunderassen. Skrifter Norske Videnskab. Akademi Oslo 3, 1—157.
Wijngaarden-Bakker, L. H. van (1972): Hond en kat in de Middeleeuwse stad. In: Altena, H. H. van Regteren (ed.), Vondsten onder de Sint Olofskapel 34—38. Amsterdam: Instituut voor Prae- en Protohistorie van de Universiteit.

IJzereef, G. F. (1975): De dierenresten van Damrak 49. In: Baart, J. M. (ed.), Damrak 49. Im Druck.

*Anschriften der Verfasser:* Louise H. van Wijngaarden-Bakker und G. F. IJzereef, Albert Egges van Giffen Instituut voor Prae- en Protohistorie, Singel 453, Amsterdam-C., Niederlande

# Quasi-continuous variation of the second upper premolar in *Felis bengalensis* Kerr, 1792 and its significance for some fossil lynxes

By G. E. Glass and N. B. Todd

*Receipt of Ms. 23. 10. 1975*

## Introduction

*Felis (Prionailurus) bengalensis,* the leopard cat, is distributed throughout the Far East, in the Amur Basin and along the coast of the Sea of Japan northward to approximately 51° N latitude, westward to Blagoveschensk in the USSR, and southward in Korea, China, Tibet, Indochina, Burma, Nepal, India, northwestern Pakistan, Sumatra, Bali, Java, Borneo, and the Philippine Islands (Novikov 1962; Alwis 1973). This wide distribution makes the species ideal for studies of geographic variation, especially in regard to those characters which have been important in felid systematics.

The absence of P2 in *Lynx* has generally been regarded as diagnostic for distinguishing *Lynx* from *Felis* (Teilhard de Chardin and Leroy 1945; Savage 1960; Kurtén 1963). Pocock (1917) forcefully suggested, however, that this was a dubious character on which to separate the two taxa. Instead, he preferred to raise them to the generic level on the basis of the presence, in *Lynx,* of the relatively slender nasal branch of the premaxillae, and the thinner, less depressed and sharper postorbital processes, as well as the shape of the palate and the more anterior placement of the first large upper premolar (P3). The dubious nature of P2 as a diagnostic character is supported by the universal absence of P2 in *F. (Otocolobus) manul* (Pocock 1951). In addition, Searle (1959) reported that P2 was absent in 21.9 per cent (n = 32) of *Felis catus* from Singapore, which is not significantly different from the value of 22.6 per cent (n = 31) obtained by Todd et al. (1974) for *F. catus* in Caracas, Venezuela and 23.6 percent (n = 89) for *F. catus* from northern Mexico (Todd and Glass, MS) but much higher than the 3.4 per cent (n = 290) reported by Bateson (1894) in England.

This paper is, apparently, the first report of relatively frequent polymorphism of P2 in any other wild felid excepting *Felis caracal,* where the absence of P2 is the

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 36—44

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

normal condition (Pocock 1917; Glass, unpub.). At the present time, we are studying other species of Recent Felidae to determine the extent of P2 polymorphism. This paper discusses the validity of P2 as a diagnostic character in the fossil record.

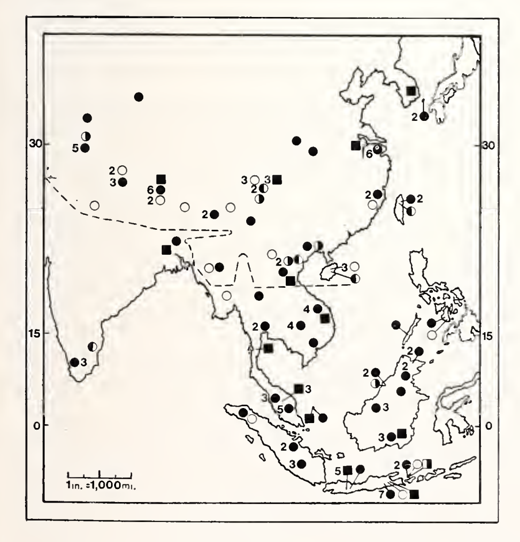
## Material and methods

One hundred and sixty skulls of *F. bengalensis* were examined for the presence or absence of P2. The sample consisted of 112 specimens form the British Museum of Natural History (BMNH; 97 adults, 15 juveniles), nine from the Museum of Comparative Zoology (MCZ; 5 adults, 4 juveniles), 36 from the National Museum of Natural History (USNM; 28 adults, 8 juveniles), and one adult from the American Museum of Natural History (AMNH) and two adults from the Field Museum of Natural History (FMNH).

In examining the skulls, care was taken to separate those individuals that had lost the second upper premolar during life from those which had never developed the tooth. This was usually not very difficult, since the alveoli in the former tend to be obvious. Any skulls for which the absence of the tooth was questionable were assumed to have possessed P2 during life.

The museum number, sex and collecting locality of each individual were recorded from the museum tag and the specimens were aged as adult or juvenile. Juveniles were defined by the presence of deciduous dentition. Adults were further subdivided into young and mature adults. The two groups were classified on the basis of the relative width of the postorbital constriction, which Kurtén and Rausch (1959) showed to be wider in younger lynxes and narrower in older individuals. This tendency for relative, as well as absolute, narrowing of the postorbital constriction also seems to be an ontogenetic trait of the entire family. Other characteristics considered in placing an individual in an age category were the degree of ossification of the cranial sutures and the development of the temporal and sagittal crests. This was done to test null hypothesis that the absence of P2 was due to accidental loss during life rather than representing ontogenetic development. In the former case, older adults might be expected to show a greater absence of P2 than younger adults.

The locality from which each specimen was collected was plotted on a map (Fig. 1) and the occurrence of P2 noted in relation to presumed geographic barriers. Six specimens, including one lacking P2 bilaterally, were not plotted because of insufficient locality data.




Map showing the locality of the specimens of *Felis bengalensis* which were examined for the presence or absence of P2. Circles indicate adults, squares represent juveniles. A solid symbol represents a specimen having P2 bilaterally, open symbols indicate the lack of P2 bilaterally. Halfclosed symbols represent the unilateral presence of P2 on the darkened side. The dotted line indicates the border between the northern and southern samples as defined in the text

The test for homogeneity of a binomial distribution (Snedecor and Cochran 1971) was used to compare the frequency of P2 in various populations sampled. Results were considered significant at $P < 0.05$ for one degree of freedom in all calculations. The frequency of P2 in the juveniles from south of the Himalayas, the Chin Hills, the Thangla Range and the northern border of the Annam Cordillera (referred to collectively as the southern sample)

was compared with the frequency of the character in the remainder of the juvenile sample (referred to as the northern sample). In addition, the following samples were also tested: The northern adult sample and the southern adult sample, the southern adult sample and the entire juvenile sample, and the northern adult and the entire juvenile sample.

## Results

One hundred and thirty-three individuals were classified as adults. Thirty-nine were females, 50 were males and 44 were undetermined. Twenty adults were considered young (7 females, 6 males, 7 undetermined). There was no significant difference for

*Table 1*

**Specimens of *Felis bengalensis* showing absence of P2**

Presence of P2 indicated by +, absence by —. M = Male, F = Female, ? = Sex not determined. P2 is absent in 25.6 % of the adult females, 23.4 % of the adult males, and 25.0 % of those where sex could not be determined

| Museum Number | Sex | Age | Locality | P2 Right | P2 Left |
|---|---|---|---|---|---|
| BMNH 48.8.14.6 | ? | Adult | India | - | - |
| BMNH 58.11.13.4 | ? | Young | Nepal | - | - |
| BMNH 50.528 | ? | Adult | Upper Burma | - | - |
| BMNH 33.3.1.21 | M | Adult | Tigu-Shola, Palni Hills | + | - |
| BMNH 32.3.1.7 | ? | Adult | Hain Gyan, Chin Hills | - | - |
| BMNH 26.50.8.28 | M | Adult | Jannsar, United Provinces | - | - |
| BMNH 32.3.1.25 | F | Adult | Kumaon, United Provinces | - | - |
| BMNH 42.44 | ? | Adult | Bhutan | - | - |
| BMNH 63.358 | M | Adult | Hatia, Arun River | - | - |
| BMNH 79.11.21.626 | M | Adult | Kumaon | - | - |
| BMNH 18.2.2.2 | ? | Adult | Kashmir | + | - |
| BMNH 51.186 | M | Adult | Baram, Sarawak | - | + |
| BMNH 40.381 | F | Young | Surabaya, Java | - | - |
| BMNH 36.5.18.4 | M | Juvenile | Gilimanoek, N.W. Bali | - | + |
| BMNH 36.5.18.5 | M | Young | Prapatagoeng, N.W. Bali | - | - |
| BMNH 97.5.2.11 | ? | Adult | Negros, Philippines | - | - |
| BMNH 99.6.12.1 | ? | Adult | Deli, Sumatra | - | - |
| BMNH 32.3.1.12 | M | Adult | N. of Toungoo, Burma | - | - |
| BMNH 25.1.1.30 | F | Adult | Ngai-Tio, Tonkin | - | + |
| BMNH 27.12.1.70 | F | Adult | Backan, Tonkin | + | - |
| BMNH 27.12.1.66 | M | Adult | Backan, Tonkin | + | - |
| BMNH 70.7.18.25 | ? | Adult | Formosa | - | + |
| BMNH 54.31 | F | Adult | Kouang-Tcheou-Wan, China | + | - |
| BMNH 55.585 | ? | Adult | Kuanhsien, Szechuan | - | + |
| BMNH 10.4.25.5 | F | Adult | Mt. Wuchi, Hainan | - | - |
| USNM 254687 | F | Young | Tseo Kiago, Szechuan | + | - |
| USNM 240484 | F | Young | Lai Chau, French Indochina | - | - |
| USNM 241191 | M | Adult | Suifu, Szechuan | - | - |
| USNM 252590 | F | Young | Huang Jia Keo, Szechuan | - | + |
| USNM 252589 | F | Adult | Huang Jia Keo, Szechuan | - | - |
| USNM 254352 | ? | Young | Suifu, Szechuan | - | - |
| MCZ 24846 | M | Adult | Yenping, China | - | - |
| AMNH 27589 | M | Adult | Mt. Wuchi, Hainan | - | - |
| FMNH 39338 | M | Adult | Nodoa, Hainan | - | + |
| FMNH 39339 | M | Adult | Nodoa, Hainan | - | - |

the frequency of P2 between young and mature adults ($X^2 = 0.18$, $P < 0.5$) so the two populations were pooled and the null hypothesis that the absence of P2 is due to accidental loss during life was tentatively rejected.

Thirty-four adults (25.6%) displayed absence of one or both P2's (Table 1); twenty-two (16.5% of the 133) lacked P2 bilaterally, five (3.8%) lacked P2 on the right side only, and seven (5.3%) lacked P2 on the left side only.

The northern juvenile sample consisted of nine individuals. None lacked P2. A sample of 17 individuals represented the southern juvenile population, of which only one (BMNH 36.5.18.4) lacked P2. This individual lacked P2 unilaterally. There was no significant difference between the juvenile samples ($X^2 = 0.55$, $P < 0.1$), therefore, due to the high degree of homogeneity throughout the juvenile sample, juveniles were excluded from calculations of geographic variation of P2 and they were combined for calculations comparing adult und juvenile samples.

Sixty-five adults comprised the sample representing the northern adult sample and one or both P2's were absent in 26 specimens (40%). The southern adult sample contained 62 skulls, with seven individuals lacking one or both P2's (11%). There is a highly significant difference between the two samples for the absence of P2 ($X^2 = 11.86$, $P < 0.005$).

There was no significant difference for the frequency of P2 when the southern adults were compared to the total juvenile sample ($X^2 = 1.23$, $P < 0.1$). A highly significant difference was found, however, when northern adult and total juvenile samples were compared ($X^2 = 11.63$, $P < 0.005$).

## Discussion

Many characters of an organism are manifested in discontinuous patterns (e. g., resistance to disease, litter size, presence or absence of organs). Most such characters show a polygenic inheritance like that of a continuously varying character with the exception that there is a physiological threshold level below which the character does not develop and above which it is manifested (FALCONER 1960). This pattern, known as quasi-continuous variation, was described by GRÜNEBERG (1952) in a study of variation found within inbred strains of laboratory mice. One of the characters examined was the variable absence of the third molars (GRÜNEBERG 1951). He hypothesized that if the tooth germ size was below the threshold level at some critical stage of development the tooth failed to develop any further (GRÜNEBERG 1951; SEARLE 1954a, 1959).

GRÜNEBERG (1952) found a number of characteristics which most quasi-continuous characters shared. Among these were: 1. The character affects both sexes about equally, 2. it may be symmetrical or present on only one side, and 3. when the character is present it is capable of graded expression. Both GRÜNEBERG (1952) and SEARLE (1954a, 1959) stressed that the environment "... in the widest sense of that word ..." (GRÜNEBERG 1952), plays an important role in the manifestation of the character. GRÜNEBERG (1951) found a strong tendency for "bunching" of the abnormal character within litters of the same mother, suggesting that a variable prenatal environment was responsible for the absence of the third molars. It was later shown (SEARLE 1954b) that postnatal factors could also influence the development of these characters. This suggests that microenvironment, prenatal and postnatal nutrition, and other highly variable factors may influence the presence or absence of some particular character.

The present data seem to fit the observations of quasi-continuous characters discussed by GRÜNEBERG (1952): Approximately equal sex ratios and variable expres-

sion (Table 1). Although the size of each P2 was not measured, each was ranked as rudimentary (present as a disorganized piece of enamel), very small (single rooted with a simple crown), small (suggestion of double root or crown), and medium (double root and/or double cusp). These data, summarized in Table 2, show a graded expression of P2. They are in agreement with Grüneberg's (1952) observations that as the character approaches the hypothetical physiological threshold (i. e., rudimentary size class) the frequency becomes very low. While the absence of P2 in *F. bengalensis* cannot be positively considered a case of quasi-continuous variation without ex perimental breeding results, we believe that the hypothesis is consistent with the available data.

The interactions of genetic and environmental factors on the presence or absence of P2 are unknown in *F. bengalensis,* although Grüneberg's (1951, 1952) and Searle's (1954a) studies suggest that the role of genes is to determine the approximate size of the germ tooth which is then subject to strong modification by prenatal and postnatal development of the individual. The lack of replacement of the deciduous second premolar (DP2) by P2 in the northern sample suggests that postnatal environmental influences may be particularly strong. Slaughter et al. (1974) report that *Galicitis* has an unreplaced DP1/dp1, the loss being concomitant with the shortening of the face. If the same is true for northern *F. bengalensis* (i. e., shortening of the muzzle), it may be that there is a selective advantage to reduced surface area in that extremity to slow heat loss in the colder northern climate (Allan's Rule). This would explain the significant differences found between the frequencies of P2 in the northern adult sample and the southern adult sample and juvenile samples.

*Table 2*

**Frequencies of ranked size classes of P2 in adult *Felis bengalensis***

Low frequencies in rudimentary size class suggests the presence of a threshold effect for the character (See text)

| Degree of Development | Number of Teeth |
|---|---|
| Absent | 58 |
| Rudimentary | 4 |
| Very Small | 53 |
| Small | 97 |
| Medium | 56 |

Insufficient data are available from the northern portion of the range to determine whether the P2 frequency decreases with increasing latitude or whether its manifestation in the Himalayas represents a large, but isolated, gene pool. The high frequency of P2 in cats from around the mouth of the Yangtze River (Figure 1) does not equivocate the former hypothesis. This is a lowland area whose climate is ameliorated by close proximity to the East China Sea. In support of the former hypothesis, Novikov (1962, Fig. 167) illustrates a skull of *Felis euptilura* (= *F. bengalensis)* with P2 absent and Stroganov (1969) reports that, "In adults this tooth usually disappears . . .", which suggests that the loss of P2 is not restricted to the Himalayan region.

The localities of the seven individuals of the southern sample which lack P2 can be grouped into three, nonexclusive categories: Those associated with mountainous regions (e. g., Palni Hills of India, the Philippine island of Negros, and the Iran Mountains of Sarawak), island populations, and large trading cities where specimens may have been purchased from professional collectors.

While environmental extremes in tropical montane regions may not be as adverse,

in terms of absolute variation, as those found in temperate regions, JANZEN (1967) suggests that their relative force on the animals which have evolved in a tropical region may be particularly strong. Thus, presumably, tropical mountain environments could provide sufficient stimulus for the loss of P2 in the portions of the southern population which inhabit montane areas, if postnatal environment plays a major role in the expression of P2.

IMAIZUMI (1967) describes eight specimens (skins and skulls) from Iriomote Island 200 km east of Formosa for which he proposes a new genus and species, *Mayailurus iriomotensis.* LEYHAUSEN does not consider this population generically distinct from *Prionailurus* (= *Felis)* but recognizes it as distinct at the species level (IMAIZUMI, pers. comm.). While IMAIZUMI (1967) emphasizes the strong resemblence of the Irimote Island form to the Korean or Tsushiman race of *F. bengalensis,* neither he nor LEYHAUSEN consider the conditions of the environment in which the animals live. Iriomote Island is small, less than 300 km sq. The cat is taken, not infraquently, by natives in traps and was subjected to extreme doses of DDT after 1945 which exterminated the entire population of domestic cats on the island (IMAIZUMI 1967). In all probability, what was originally a small population has been subjected to extreme selective pressures with the attendant possibility of genetic drift. TODD (1966) and TODD and BOSSERT (1969) discuss the genetic drift of metrical and nonmetrical characteristics (including lack of development of permanent dentition) that has accompanied the decrease in the population of Indian lions. It does not seem unreasonable to suspect that island populations of *F. bengalensis* may show similar tendencies toward genetic drift with the possible decrease from the mainland P2 frequencies as in the 4 adult specimens from Hainan island where seven of the possible eight (87.5 %) P2's are absent, or even fixation for the absence of P2, as is found in the "Iriomote cat".

While the validity of the presence or absence of P2 as a diagnostic character is questionable it is not of considerable importance to the systematics of modern felids because of the presence of other systematic characters. However, the range variability present in the Felidae have posed problems in interpreting fossil records (BRONGERSMA 1935) and it is only after series of fossil specimens have been collected that characters can be chosen as diagnostic.

The occurrence of P2 to distinguish between *Felis* and *Lynx* has been of particular use in classifying the Chinese fossil material of *Felis issiodorensis.* KURTÉN (1963, 1968) has proposed that *F. issiodorensis* is the most recent common ancestor of the Old World lynxes. It has been found in Europe (KURTÉN 1963), China (TEILHARD DE CHARDIN and LEROY 1945), Africa (HENDEY 1973, 1974) and North America (SCHULTZ and MARTIN 1972). A closely related form *(Felis* ?aff. *issiodorensis)* is also reported from North America (SAVAGE 1960). The two Chinese forms of special interest are *Felis shansius* (= *F. issiodorensis)* and *Felis peii.* The distinguishing characteristic is the presence of P2 in *F. peii* (TEILHARD DE CHARDIN and LEROY 1945; KURTÉN 1963). We suggest that *F. peii* and *F. shansius* represent a case of intraspecific variation in the same manner as found in *F. bengalensis.* It is known that P2 was polymorphic in *Felis rexroadensis* (STEPHENS 1959) which was, presumably, ancestral to *F. issiodorensis* (KURTÉN, 1963, 1968) and that P2 is sometimes retained in *F. caracal* (POCOCK 1917). It would be difficult to accept that *F. issiodorensis* would completely lack a character (P2) which is present in both its ancestors and its descendents.

*Felis rexroadensis* is known from three specimens taken from the type locality in Meade County, Kansas. The upper tooth rows are present in all three specimens; although the condition of one (UMMP 34196) makes it difficult to determine the presence or absence of P2. UMMP 29644 clearly shows the presence of the P2 alve-

olus which is single rooted as in most of the *Prionailurus* specimens; UMMP 34195, the holotype, shows no trace of an alveolus or any porosity in the region which is normally occupied by P2. While the condition of UMMP 34196 is equivocal, P2 also seems absent. STEPHENS (1959) originally stated that P2 had been present in UMMP 34195, but had been lost with closure of the alveolus taking place. No evidence is cited (STEPHENS 1959) to support this interpretation of the data. Keeping in mind the quasi-continuous nature of P2 we suggest, that *F. rexroadensis* shows the same polymorphism for P2 that is exhibited by *F. catus, F. bengalensis* and *F. caracal* and that UMMP 34195 never developed P2.

To retain *F. peii* as a species distinct from *F. shansius* on the basis of such a polymorphic character seems to be of dubious merit. We suggest that the taxonomic status of *F. peii* be reviewed with consideration given to the view that *F. peii* is a synonym of *F. shansius* (= *F. issiodorensis*) and that the presence or absence of P2 represents a long standing polymorphism in *Felis rexroadensis,* as well as its derivative species.

### Acknowledgements

Thanks are extended to Dr. A. C. ECHTERNACHT for reading many of the early drafts of this paper and making corrections, suggestions and improvements, to Drs. T. H. KUNZ and R. S. HOFFMANN for reading the final drafts and Dr. R. JANDER for preparing the Zusammenfassung. Special thanks go to CAROL E. BROCK for helping to analyze our data and for her work on the more tedious aspects of this study.

We wish to extend our appreciation to Mr. CHARLES MACK of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University, for the time and work space he provided, and to Drs. RICHARD THORINGTON and HENRY SETZER of the National Museum of Natural History, PHILIP GINGERICH and G. R. SMITH of the University of Michigan Museum of Paleontology, SYDNEY ANDERSON of the American Museum of Natural History, LUIS DE LA TORRE of the Field Museum of Natural History, and the British Museum (Natural History) for the use of their collections.

This work was supported, in part, by the Carnivore Genetics Research Center, and by NSF-URP Grant 20-202-7172-6 to Boston University.

### Summary

*Felis (Prionailurus) bengalensis* is distributed throughout much of the Far East from the Equator to 51° N latitude. Throughout its range this species shows geographic variation for the presence or absence of the second upper premolar (P2), the absence of which is often considered diagnostic for the subgenus *Lynx*. Examination of 160 specimens shows the average frequency of occurrence of P2 to be 74.4 per cent, but significant differences in the occurrence of P2 were found between samples from south of the Himalayas and associated mountain ranges and samples from north of this zone. Significant differences were also found when northern adult and juvenile samples were compared but no difference was found when southern samples of adults and juveniles were compared. The presence or absence of P2 in individuals appears to be an example of quasi-continuous variation, a phenomenon which is strongly dependent upon environmental factors. As a result, the use of P2 as a diagnostic character is suspect. The occurrence of P2 has been of significance for the interpretation of the Early Pleistocene fossil material from China associated with *Felis issiodorensis.* The distinguishing characteristic separating *Felis peii* from *Felis shansius* (= *F. issiodorensis)* has been the presence of P2 in *F. peii.* The material decribed as *Felis rexroadensis,* the ancestor of *F. issiodorensis,* also exhibits polymorphism for P2, which is interpreted as quasi-continuous variation, casting further doubt on the validity of distinguishing *F. peii* from *F. shansius* solely on the basis of the presence of P2.

### Zusammenfassung

*Quasi-kontinuierliche Variation des zweiten oberen Prämolaren von Felis bengalensis Kerr, 1792 und zur Bedeutung dieser Variabilität für die Klassifikation einiger chinesischer Feliden*

*Felis (Prionailurus) bengalensis* ist in ganz Ostasien vom Äquator bis 51° nördlicher Breite verbreitet. Im gesamten Verbreitungsgebiet dieser Art fehlt der zweite obere Prämolar (P2)

in geographisch unterschiedlicher Häufigkeit. Das Fehlen des P2 wird oft als diagnostisches Merkmal für die Untergattung *Lynx* angesehen. An 74,4 % von 160 Schädeln der Leopardkatze war der P2 vorhanden, die mittlere Häufigkeit variierte jedoch signifikant zwischen Schädeln aus der Gegend südlich des Himalajas und benachbarten Gebirgszügen von Schädeln nördlicher dieser Zone. Signifikante Häufigkeitsunterschiede traten auch zwischen Altersklassen im nördlichen Verbreitungsgebiet auf, doch konnten solche Unterschiede bei südlichen Vertretern der Art nicht nachgewiesen werden. Das Vorhandensein oder Fehlen des P2 bei verschiedenen Individuen scheint ein quasi-kontinuierliches Variationsmerkmal zu sein, das möglicherweise stark von Umweltfaktoren abhängt. Eine solche Umweltabhängigkeit kann die geographische Variation der P2-Häufigkeit erklären. Dank dieser Variation verliert das fragliche Merkmal an diagnostischem Wert. Das Vorhandensein des P2 war für die Interpretation früher pleistozäner chinesischer mit *Felis issiodorensis* assoziierter Fossilien von Bedeutung. In diesem Material wurden Schädel mit P2 als *Felis peii* von solchen ohne P2 als *Felis shansius* (= *F. issiodorensis)* abgetrennt. Fundmaterial von *Felis rexroadensis,* dem Vorläufer von *F. issiodorensis,* zeigt ebenfalls Polymorphismus für das Vorhandensein von P2, was auch als quasi-kontinuierliche Variation betrachtet wird. Dieser Befund verstärkt die Zweifel an der Berechtigung *F. peii* von *F. shansius* allein auf der Basis fehlender P2 zu differenzieren.

## References


Alwis, W. L. de (1973): Status of southeast Asia's small cats. In: Eaton, R. (Ed.), The World's Cats, World Wildlife Safari, Winston.

Bateson, W. (1894): Materials for the Study of Variation. London: Macmillan and Co.

Brongersma, L. D. (1935): Notes on some recent and fossil cats, chiefly from the Malay archipelago. Zool. Mededell. (= Leiden) 18, 1—89.

Falconer, D. S. (1960): Introduction to Quantitative Genetics. New York: Ronald Press Co.

Grüneberg, H. (1951): The genetics of a tooth defect in the mouse. Proc. Roy. Soc. B, **138**, 437—451.

— (1952): Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi-continuous variation. J. Genet. **51**, 95—114.

Hendey, Q. B. (1973): Fossil occurrences at Langebaaweg, Cape Province. Nature 244, 13 to 14.

— (1974): The late Cenozoic Carnivora of the southwestern Cape Province. Ann. S. Africa Mus. **63**, 1—369.

Imaizumi, Y. (1967): A new genus and species of cat from Iriomote, Ryuku Islands. J. Mamm. Soc. Japan **3**, 75—105.

Janzen, D. H. (1967): Why mountain passes are higher in the tropics. Amer. Nat. **101**, 233 to 249.

Kurtén, B. (1963): The return of a lost structure in the evolution of felid dentition. Comment. biol. Helsingf. **26**, 1—12.

— (1968): Pleistocene Mammals of Europe. London: Weidenfeld and Nicolson.

Kurtén, B.; Rausch, R. (1959): Biometric comparisons between North American and European mammals. Acta Arctica **11**, 21—45.

Novikov, G. A. (1962): Carnivorous mammals of the fauna of the USSR. Israel Prog. Sci. Trans., Jerusalem.

Pocock, R. I. (1917): The classification of existing Felidae. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 8, 20, 329—350.

— (1951): Catalogue of the genus *Felis*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Savage, D. E. (1960): A survey of various late Cenozoic vertebrate faunas of the panhandle of Texas. Part III. Felidae. Univ. California Dept. Geol. Publ. **36**, 317—343.

Searle, A. G. (1954a): Genetical studies on the skeleton of the mouse. IX. Causes of skeletal variation within pure lines. J. Genet. **52**, 68—102.

— (1954b): Genetical studies on the skeleton of the mouse. XI. The influence of diet on variation within pure lines. J. Genet. **52**, 413—424.

— (1959): The study of variation in Singapore cats. J. Genet. **56**, 1—16.

Slaughter, B. H.; Pine, R. H.; Pine N. E. (1974): Eruption of cheek teeth in Insectivora and Carnivora. J. Mammalogy **55**, 115—125.

Snedecor, G. W.; Cochran, W. G. (1967): Statistical Methods. Ames: The Iowa State Univ. Press.

Stephens, J. J. (1959): A new Pleistocene cat from Kansas. Pap. Michigan Acad. Sci., Arts, Letters **44**, 41—46.

Stroganov, S. V. (1969): Carnivorous mammals of Siberia. Israel Prog. Sci. Trans., Jerusalem.

Teilhard de Chardin, P.; Leroy P. (1945): Les felides de Chine. Publ. Inst. Geobiol., Peking, 11, 1—58.
Todd, N. B. (1966): Metrical and non-metrical variation in the skulls of Gir lions. J. Bombay Nat. Hist. Soc. 62, 507—520.
Todd, N. B.; Bossert, W. A. (1969): Metric and non-metrical variation in the skulls of Gir lions (II). Carn. Genetics Newsletter 7, 162—166.
Todd, N. B.; Glass, G. E.; McClure, I. (1974): Gene frequencies in some cats in South America: Caracas, Venezuela; Willemstad, Curaçao. Carn. Genetis Newsletter 2, 230 to 235.

*Authors addresses:* Gregory E. Glass, Museum of Natural History and Department of Systematics and Ecology, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045; Neil B. Todd, Carnivore Genetics Research Center, P. O. Box 5, Newtonville, Massachusetts 02160

# The ovary of the Thomson's Gazelle

By Racheal A. Masake

*Washington State University*

*Receipt of Ms. 7. 11. 1975*

## Introduction

Thomson's gazelle, *Gazella thomsoni* Guenther, 1884, is a small wild ungulate within the group of antelopes (Brooks 1961). The female weighss approximately 23 kg., while the male weighs 29 kg. It is abundant in open grasslands of Kenya.

Breeding in Thomson's gazelle occurs throughout the year, but the highest number of pregnancies noted occurred between August and October during the short rains. This, however, coincided with the period during which most of the specimens were collected. Brooks (1961) and Hopcraft (1970) reported biannual breeding. Robinette and Archer (1971) observed two lambing peaks in May and November, while Brooks (1961) noted a peak in April.

At present, little information is available on the duration of gestation and on the birth weight of Thomson's gazelle. Hopcraft (1970) recorded a gestation period of three months and three weeks. Wehr (1971) observed a period of 222—224 days. The Thomson's gazelle is monotocous bearing only one offspring per gestation.

## Materials and methods

The animals used in this study were collected from Kekopey Ranch 36°E, 1°S, Kajiado 37°E, 2°S and Maralal 37°E, 1.5°N in Kenya:

Ovaries used for histology were measured, weighed and fixed in Bouin's fluid, dehydrated, and embedded in paraffin wax. The reproductive tracts for gross anatomy were

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 44—51

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

| Animal Number | Age (Years) | Reproductive stage | Corpus Luteum (CL) | Fetus sex | Fetus length (CR) (cm) | Fetus weight (grammes) | Origin |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 7—8 | Early Pregnancy | C.L.R.O. | — | — | — | Maralal |
| 2 | 8—9 | Pregnant | C.L.R.O. | Female | 12.7 | 59.75 | Kajiado |
| 3 | 6—7 | Pregnant | — | — | — | 3000.00 | Kekopey Ranch |
| 4 | 6 | Pregnant | — | — | — | — | Maralal |
| 5 | 4 | Pregnant | C.A. | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 6 | 4—5 | (Preimplantation Early Pregnancy) | C.L.L.O. | — | — | — | Kajiado |
| 7 | 4—5 | Not Pregnant | — | — | — | — | Maralal |
| 8 | 3 | Pregnant | — | Female | 32.6 | 974.90 | Kekopey Ranch |
| 9 | 5 | Pregnant | C.A. | Male | 11.4 | 41.30 | Kekopey Ranch |
| 10 | 4—5 | Pregnant | — | — | — | — | Maralal |
| 11 | 6 | Pregnant | C.L.R.O. | — | — | — | Maralal |
| 12 | 3 | Pregnant | C.A.R.O. | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 13 | 2 | Pregnant | C.L.R.O. | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 14 | 5 | Not Pregnant | — | — | — | — | Kajiado |
| 15 | Adult | Pregnant | — | Female | 40.0 | 2000.00 | Kekopey Ranch |
| 16 | Adult | Pregnant | — | Male | 40.0 | 1450.00 | Kekopey Ranch |
| 17 | Adult | Preimplantation | C.L.R.O. | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 18 | Adult | Pregnant | Well developed C.L.R.O. | — | 2.6 | 2.50 | Kekopey Ranch |
| 19 | Adult | Pregnant | C.A. | — | 4.3 | 1800.00 | Kekopey Ranch |
| 20 | 7—8 | Pregnant | — | Male | 4.0 | 1.12 | Kajiado |
| 21 | 7—8 | Pregnant | — | — | 42.4 | 1350.00 | Kekopey Ranch |
| 22 | 4—5 | Pregnant | Degenerating C.L. | — | 14.5 | — | Kekopey Ranch |
| 23 | 7 | Pregnant | C.L.L.O. | Male | 3.0 | 0.88 | Maralal |
| 24 | 4—5 | Preimplantation | C.L.R.O. | — | — | — | Maralal |
| 25 | Young | Pregnant | — | Not sexed | 1.5 | — | Kekopey Ranch |
| 26 | 7—8 | Pregnant | — | Male | 22.5 | 350.00 | Kajiado |
| 27 | 8 | Pregnant | — | Male | 26.5 | 300.00 | Kajiado |
| 28 | Adult | Pregnant | — | Male | 20.0 | 300.00 | Akira Ranch |
| 29 | Adult | Pregnant | C.L.L.O. | Not sexed | 1.34 | 0.30 | Akira Ranch |
| 30 | Adult | Pregnant | — | Female | 16.5 | 145.50 | Akira Ranch |
| 31 | Adult | Pregnant | C.L.R.O. | Male | 3.58 | 3.80 | Akira Ranch |
| 32 | 7—9 months | Not Pregnant | — | — | — | — | Akira Ranch |
| 33 | Adult | Preimplantation | C.L.R.O. | — | — | — | Akira Ranch |
| 34 | 7—8 months | Not Pregnant | — | — | — | — | Akira Ranch |
| 35 | 3—4 | Pregnant | C.A.L.O. | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 36 | 8 | Not Pregnant | — | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 37 | 5—6 | Not Pregnant (Lactating) | — | — | — | — | Kekopey Ranch |
| 38 | 10 | Implantation Pregnant | C.L.R.O. | Not sexed | Too small | — | Maralal |
| 39 | 5—6 | Pregnant | — | Female | 38.4 | 1500.00 | Maralal |
| 40 | Adult | Pregnant | — | Female | 38.4 | 1250.00 | Kajiado |
| 41 | Adult | — | — | | — | — | Maralal |
| 42 | Adult | Pregnant | C.L.R.O. | Female | 16.8 | 97.20 | Kekopey Ranch |

C.L. = Corpus luteum, C.L.L.O. = Corpus luteum in the left ovary, C.L.R.O. = Corpus luteum in the right ovary, C.A. = Corpus albicans, C.A.R.O. = Corpus albicans in the right ovary, C.A.L.O. = Corpus albicans in the left ovary, C.R. = Crown — rump.

fixed in 10% formol saline. One animal was fixed in the standing position using the technique described by Hofmann (1966). This animal was carefully dissected and photographed at various stages to demonstrate the position of the female reproductive tract.

The paraffin sections were stained with H & E, Goldner (Romeis 1948), Heidenhain's Azan (Romeis 1948), the Gomori connective tissue impregnation technique (Romeis 1948), and the periodic acid Schiff-reaction. The diameters of the ovarian follicles and oocytes were measured from H & E stained specimens. The measurements were used for the determination of the relationship between the oocyte and follicle during growth.

## Results

### Position, shape, size, and weight of the ovary

The ovaries of the Thomson's gazelle were located in the dorsal part of the abdomen caudal to the kidneys. In the pregnant Thomson's gazelle, fixed in a standing position, the left ovary was situated below the body of the ilium adjacent to the acetabulum. The right one was resting on the *Ansa distalis* of the *Colon spiralis.* It was in a plane just caudal to the fifth lumbar vertebra. The ovaries were, therefore, outside the pelvic cavity.

The ovaries varied in shape from spherical to bean-shaped. They were slightly flattened dorsoventrally and, on the average, measured 12×8×7 mm and weighed about 0.5 grams. The ovaries especially of immature females had a smooth outline. The corpus luteum protruded along the surface of the ovary in mature pregnant animals.

### Histology

The ovaries were covered by a continuous sheet, usually single layered, of simple squamous to cuboidal epithelial cells supported on a thin basal lamina. The ovary was, on one occasion, covered by a stratified epithelium in one region (Fig. 1). The cells forming this epithelium had no consistent orientation in relation to the ovarian surface. The number of cell rows varied from two to four. The thickness of the

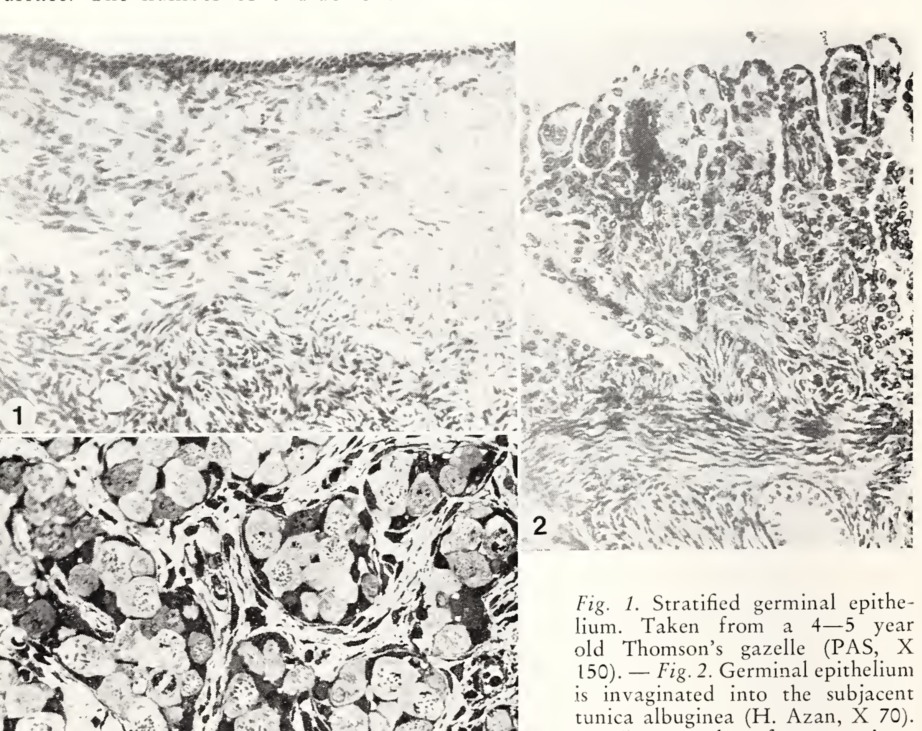



*Fig. 1.* Stratified germinal epithelium. Taken from a 4—5 year old Thomson's gazelle (PAS, X 150). — *Fig. 2.* Germinal epithelium is invaginated into the subjacent tunica albuginea (H. Azan, X 70). — *Fig. 3.* Bales of oocytes in a foetal ovary. Taken from 14.5 cm foetus (average length of foetus at term is 14.5 cm. crown-rump length) (Toluidine blue, X 150).

germinal epithelium ranged from 3.5 μm, in simple squamous epithelium to 20 μm in the multilayered epithelium.

In two of the animals studied, the germinal epithelium was invaginated into the subjacent *tunica albuginea* to form pits (Fig. 2). In a few cases, the ovarian surface was slightly indented at the tip of a large tertiary follicle.

Beneath the germinal epithelium was the tunica albuginea which was well developed and helped to impart a smooth outline to the ovarian surface. It contained collagenous fibers arranged in a three dimensional system. On the average, it was 67 μm deep, ranging from 18 μm to over 250 μm in a few isolated regions.

The ovary was subdivided into an outer zona parenchymatosa, immediately below the tunica albuginea and an inner zona vasculosa. The zona parenchymatosa, or ovarian cortex was occupied mainly by stroma ovarii and follicles. Smooth muscle cells were occasionally found amongst the stroma ovarii and theca externa cells. These smooth muscle cells were larger than the stroma ovarii cells. The majority of the reticular fibers ran perpendicular to the ovarian surface in the zona parenchymatosa. As they approached the tunica albuginea, they fanned out to run parallel to the ovarian surface. The orientation of the oocytes and follicles appeared to be influenced by the course of the reticular fibers.

The follicles presented a wide range of sizes corresponding to the various stages of their development. They were numerous in the late fetus and the young juvenile animal (Fig. 3). A rapid reduction in the number of follicles was noted as the animal matured. Relatively few follicles were found in the adult gazelle compared to other ungulates, for instance, the impala (KAYANJA 1969). Primordial follicles were situated in the periphery of the zona parenchymatosa just beneath the tunica albuginea where they were relatively numerous in the Thomson's gazelle.

It was rare to find a naked oocyte in the mature Thomson's gazelle. The primordial follicles sizes ranged from 30 to 40 μm, while their oocytes measured 25 to 40 μm in diameter. The primary follicles measured 40 to 72 μm, while their oocytes were 25 to 45 μm. The secondary follicles were 65 to 285 μm and contained oocytes of 30 to 120 μm in diameter. The tertiary follicles ranged from 300 μm to over 3 mm, while their oocytes ranged from 65 to over 90 μm.

The growth of follicle relative to that of the contained oocyte was biphasic, as has been proved in other species (PARKES 1931).

The linear regression lines (Fig. 4) were calculated from the following formulae:

1. $y = 21.1 + 0.277x$, where y is the diameter of the oocyte in μm and x is the diameter of the follice between 20 and 266 μm and
2. $y = 89.4 + 0.02x$, where y is the diameter of the oocyte in μm and x is the diameter of the follicle between 266 and 700 μm.

The oocyte contained a complete epithelial covering at about 30 μm diameter. The majority of oocytes had a double layer of epithelial cells by the time they reached 45 μm in diameter. The theca interna appeared when the follicle was about 200 μm in diameter. At this stage, the zona pellucida appeared as a faint PAS-positive line.

The columnar epithelial cells of the primary follicle entered a phase of proliferation coincidental with the enlargement of the oocyte. The oval to rod-shaped nuclei of the columnar cells became spherical. They had relatively little heterochromatin and had a distinct nucleoulus. Their cytoplasm was not intensely eosinophilic and the limiting membranes were indistinct. Later on in proliferation process, the limiting cell membranes began to show. The bigger the follicle became, the more loosely the cells were arranged. Spaces formed in between them were occupied by an amorphous, almost nonstaining substance traversed by a network of PAS-positive threads. This point was regarded as the end of the secondary follicular stage. The

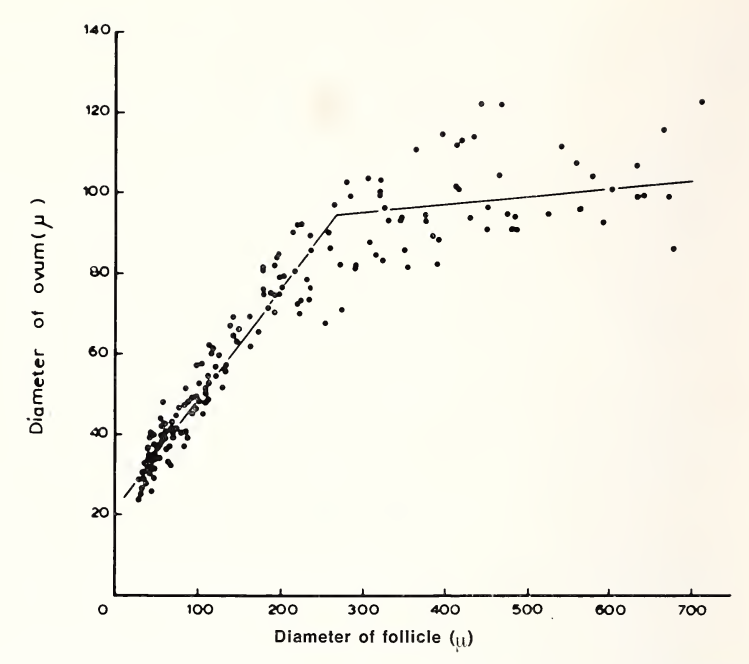



*Fig. 4.* The relationship between the growth of ovum and follicle in the Thomson's gazelle

peripheral granulosa cells formed a row of columnar cells with their nuclei basally situated toward the membrana propria. The cells next to the zona pellucida formed a row of cuboidal cells containing spherical nuclei. Mitotic figures were seen frequently in the granulosa cells during follicular growth.

The membrana propria was identified as a distinct PAS-positive line separating the membrana granulosa from the thecal coat. The cells of the theca interna were initially pleomorphic. They differentiated from the surrounding stromal tissue. The Gomori stain showed that reticular fibers surrounded each cell and that the majority of the fibers ran concentrically around the follicle. As the spaces (initial stages of antrum formation) between the granulosa cells developed into a common large cavity, the thecal cells began to acquire their typical appearance. Some of them enlarged and assumed a polygonal shape with oval to rod-shaped nuclei.

The tertiary follicles increased rapidly in size due to the accumulations of liquor folliculi. Confluence of the secretion in the intercellular spaces between the granulosa cells led to the formation of a single antrum. During this process, the oocyte became eccentric in position. As they approached maturity, the tertiary follicles almost occupied the full thickness of the ovarian cortex.

The granulosa cells were loosely arranged especially those of the cumulus oophorus. They were columnar immediately next to the membrana propria, while those adjacent to the zona pellucida were cuboidal with round nuclei as in the secondary follicles.

The zona pellucida had increased in thickness to about 7 μm. It formed a thick dense layer surrounding the oocyte. The thecal layer had already differentiated into a theca interna and a theca externa. The theca interna cells enlarged and assumed a polygonal shape with nuclei containing one or more nucleoli. The nuclei were spherical to oval and stood out clearly. The cytoplasm was faintly stained and the cell boundaries were indistinct. A number of mitotic figures were observed in the cells.

Scattered in the theca externa were smaller cells, stellate or pyriform in shape with thin long nuclei. Immediately beneath the membrana propria they formed a row of thin long cells. Blood capillaries of various sizes were encountered in this region. Some were near the membrana propria. These vessels, together with the theca interna cells were enmeshed in a reticular fiber network. The theca interna maintained equal thickness around the follicles except in cone formation. In the region of the cone, there was an increase in the number of thecal cells except at the tip. The cells merged smoothly into the theca externa.

The theca externa was composed of loosely arranged connective tissue cells concentrically surrounding the follicle. It contained large blood vessels. This layer merged gradually with the stroma ovarii from which it was distinguished only by its rich vascularity and its concentric arrangement. Smooth muscle cells were seen in the region between theca externa and stroma ovarii.

The zona vasculosa harboured the main blood vessels of the ovary. It contained many muscular arteries and large valved veins. Two varieties of unusual tissues were observed in the ovarian medulla. One type formed cords of cells and short tubes (Fig. 5). These cells were either cuboidal or columnar or polygonal being epithelial in character. They had spherical or oval distinct nuclei which were centrally located. The cytoplasm was hardly stained by the routine staining techniques, and the cell boundaries were indistinct. A thick line, red-staining with eosin, surrounded the cell cords. Adjacent to and external to the thin line was a row of flat cells with dark staining nuclei. The cell cords were encountered in ten animals. These were young animals below five years of age.




*Fig. 5.* Cords of cells in the ovarian medulla in a 4-year old Thomson's gazelle (H and E, X 150). — *Fig. 6.* Tubular structure in the ovarian medulla. The tubules are lined by a ciliated columnar epithelium. The ovary was taken from a 4-year old Thomson's gazelle (H and E, X 200).

The second type of unusual tissue tended to form tubular structures. This form had a high columnar epithelium bearing kinocilia (Fig. 6). The nuclei were situated basally. The cells lay against a basal lamina which stained positively with the PAS-reaction. The nuclei stained dark purple, while the cytoplasm was eosinophilic with H and E stain.

## Discussion

A multilayered germinal epithelium was noted in one ovary of the Thomson's gazelle. This was also reported in the impala ovaries (Kayanja 1969) in which the germinal epithelium was in some areas composed of three layers and was prevalent in the region near the hilus. Pits of varying depths were observed in the germinal epithelium of some of the Thomson's gazelles ovaries. These formations were reported to be well developed in Pinnipedia by Harrison et al. (1952) and Laws (1956) and in Proboscidea by Perry (1953). The above authors observed an increase in the number and extent of the surface crypts probably associated with the oestrus cycle. This was not observed in the Thomson's gazelle.

The tunica albuginea was comparatively thick and tended to give a smooth contour to the ovary as suggested by Harrison (1948) in the goat and by Kayanja (1969) in the impala.

The adult female Thomson's gazelle had few follicles and even fewer naked oocytes. This may be due to a high rate of follicular atresia.

The growth of follicles was biphasic. This has been demonstrated in many mammalian species: in the ferret, rabbit, and pig (Parkens 1931), bank vole (Brambell and Rowlands 1936) and impala (Kayanja 1969).

Harrison (1948) and Kayanja (1969) recorded the occurrence of "thecal cones" on goat and impala follicles, respectively. The present author has observed the same structures on Thomson's gazelle follicles. Harrison (1948) suggested that "thecal cones" were related to the migration of follicles into the depth of the cortex. Kayanja (1969) indicated that these structures were basically due to the pattern of reticular fibers going round the follicle and coming together at a peak before fanning out in the outer zone of the cortex.

The unusual structures observed in the medulla are most likely vestigial tissue. The cords and short tubes observed are probably the rete ovarii. Rete ovarii have been reported as vestiges in several species. In man, Arey (1960) reported the existence of rete ovarii vestiges. Mossman and Duke (1973) suggested that the rete ovarii are probably always present and are usually rather conspicuous in sections of the area of the hilus near the cephalic end of the ovary. The same authors demonstrated an epithelium of low cuboidal cells and a network of lumina, sometimes locally dilated or even grossly cystic. The cords in the medulla of the ovary of the Thomson's gazelle did not appear to form cysts and the appearance of lumina was very rare. Hadek (1958) reported the presence of vestiges of the rete ovarii in the ovarian medulla of sheep.

The rete-type interstitial gland tissue of the tentbuilding bat *(Vroderma bilobatum)* closely resembles the cords seen in the Thomson's gazelle ovarian medulla. The rete-type cords of the Thomson's gazelle differ slightly from those reported by Archibald et al. (1971) in heifers. The distinction of rete-type cords from medullary cords is needed in the Thomson's gazelle.

The second type of unusual tissue observed in some ovaries of the Thomson's gazelle bears resemblances to epoophoron tubules described in a tent-building bat *(Vreoderma biloatum)* by Mossman and Duke (1973).

### Acknowledgements

I am grateful to Professor Dr. F. I. B. Kayanja for his advise and encouragement and to the staff of the Department of Veterinary Anatomy, University of Nairobi for technical assistance. This project was supported through a scholarship from the Government of the Federal Republic of Germany.

## Summary

The histology of the ovary of the Thomson's gazelle is described. The mature ovary contains relatively few primordial and primary follicles. Unusual structures were observed in the medulla. It is being suggested that these are likely to be vestigial tissue, rete ovarii and epoophoron.

## Zusammenfassung

*Das Ovar der Thomsongazelle*

Die Histologie des Ovars der Thomsongazelle wird beschrieben. Der vollentwickelte Eierstock enthält relativ wenige Primordial- und Primärfollikel. In der Medulla werden ungewöhnliche Strukturen gefunden, die vermutlich Anhangsgewebe (Rete ovarii und Epoophoron) darstellen.


## References


Archibald, L. F.; Schultz, R. H.; Fahning, M. L.; Kurtz, H. J.; Zemjaris, R. (1971): Rete ovarii in heifers: A preliminary study. J. Reprod. Fert. **26**, 413—414

Arey, L. B. (1969): Developmental Anatomy. 6th Ed. Philadelphia and London: Saunders.

Brambell, F. W. R.; Rowlands, I. W. (1936): Reproduction of the bank vole *(Evotomys glareolus* Schreber). 1. The oestrous cycle of the female. Phil. Trans. **226**, 71—120.

Brooks, A. C. (1961): A study of Thomson's gazelle (*Gazella thomsoni* Guenther) in Tanganyika. Colon. Res. Publ. No. **24**, 147.

Guenther, A. (1884): Notes on some East African antelopes supposed to be new. Ann. Mag. Mat. Hist. 5th Ser. **14**, 425—429.

Hadek, R. (1958): Morphological and histochemical study on the ovary of the sheep. Am. J. Vet. Res. **19**, 873.

Harrison, R. J. (1948): The changes occurring in the ovary of the goat during the oestrous cycle and in early pregnancy. J. Anat. Lond. **82**, 21.

Harrison, R, J.; Mathews, L. H.; Roberts, J. M. (1952): Reproduction in some Pinnipedia. Trans. Zool. Soc. Lond. **27**, 437—540.

Hofmann, R. R. (1966): Field and Laboratory Methods of Research into the Anatomy of East Africa Game Animals. East African Wildlife J. **4**, 115.

Hopcraft, D. (1970): Preliminary report on comparative reproductivity of wild and domestic animals. IBP/UNESCO Symposium on Bioenergetic and Tropical Ecosystems, Kampala.

Kayanja, F. I. B. (1969): The ovary of the impala, *Aepyceros melampus* (Lichtenstein, 1812). J. Reprod. Fert. Suppl. **6**, 311—317.

Laws, R. M. (1956): The elephant seal *(Mirounger leoninalium)*. 11. The physiology of reproduction. Falkland Islands Dependencies survey. Sci. Rep. No. **15**, 1—13.

Mossman, H. W.: Duke, K. L. (1973): Comparative morphology of the mammalian ovary. Madison: Univ. Wisconsin Press.

Parkes, A. S. (1931): Reproductive processes of certain mammals. Pt. I. Oestrous cycle of the Chinese hamster *(Cricetulus griseus* Milne-Edwards). Proc. Soc. B. **108**, 138—149.

Perry, J. S. (1953): The reproduction of the African elephant *Loxodonta africana*. Phil. Trans. B. **237**, 93—149.

Robinette, W. C.; Archer, A. L. (1971): Notes on Aging Criteria and Reproduction of Thomson's gazelle. East African Wildlife J. **9**, 83—98.

Romeis, B. (1948): Mikroskopische Technik. Odenbaurg: München.

Wehr, L. (1971): In: Robinette W. L.; Archer, A. L. (1971): Notes on Aging Criteria and Reproduction of Thomson's gazelle.


*Author's address:* Dr. Racheal A. Masake, Washington State University, College of Veterinary Medicine, 202 Wegner, Pullman, Washington 99163, USA

# Aufgaben des modernen Zoologischen Gartens

Von J. Lange

*Aus dem Zoologisch-Botanischen Garten Wilhelma Stuttgart*
*Direktor: Prof. Dr. W. Neugebauer*

*Eingang des Ms. 20. 11. 1975*

Säugetiere sind mit der Geschichte Zoologischer Gärten eng verbunden, weil viele ihrer Arten beim Menschen ein besonderes Interesse erwecken. Solche Formen haben einen hohen „Schauwert". Bereits in den alten Menagerien spielten Säugetiere eine wichtige Rolle, heute stellen sie im allgemeinen den Kernbestand Zoologischer Gärten, aber auch kleiner öffentlicher Schaustellungen von Tieren. Es besteht damit für diese Tiere ein gewisser „Bedarf". Moderne Säugetierforscher bewegt aber die Tatsache, daß viele Säugetierarten in ihrem Bestand bedroht sind. Dies muß Anlaß sein, über die Aufgaben des modernen Zoologischen Gartens und seiner Beziehungen zum Naturschutz, insbesondere der Säugetiere, in einer allgemeineren Form nachzudenken.

Durch eine ständig ansteigende Weltbevölkerung und eine in gleichem Maße fortschreitende Technisierung werden die Gebiete ursprünglicher Natur immer kleiner, und damit wächst die Konkurrenz des Menschen zu den übrigen, den gleichen Raum bewohnenden Lebewesen. Trug früher höchstens eine Überjagung zur Dezimierung oder gar Ausrottung einzelner Tierarten bei, so führen die heute im Rahmen einer intensiven Landwirtschaft planmäßig betriebenen Biotopveränderungen und eine geradezu explosive Industrialisierung großer, noch vor einem Jahrzehnt unberührter Landstriche zu einem erschreckenden Rückgang vieler Tierarten (Herre 1975). Hiervon betroffen sind insbesondere viele Großsäugetierarten, deren Ausrottung bei einem Fortgang der bisherigen Entwicklung kaum noch vermeidbar scheint. Es seien hier nur Menschenaffen, Wanderus, Geparden, Tiger, Vikunas, Schabracken- und Bergtapire erwähnt, die erst seit wenigen Jahren in ihrem Bestand als bedroht gelten.

In gleichem Maße wie der Mensch der Natur entfremdet wurde, wuchs bei weiten Kreisen der Bevölkerung das Interesse und die Liebe zum Tier. Offensichtlich ist für das körperliche und psychische Wohlbefinden des modernen, von der Natur abgeschnittenen Menschen eine Begegnung und Auseinandersetzung mit der Natur notwendig (Kirchshofer 1974). Dies führte zu einem Ausbau der Zoologischen Gärten. Ihre hohen Besucherzahlen, welche die Millionengrenze im Jahr oft überschreiten, bezeugen die Notwendigkeit und rechtfertigen die Gefangenschaftshaltung auch von Säugetieren.

Doch heute werden auch von privater Seite mehr Tiere gehalten als jemals zuvor. Das führte zu einem ungeahnten Aufschwung des Tierhandels und damit zu einem weiteren Rückgang des Tierbestandes in freier Natur (Duplaix-Hall 1974). Denn bei diesen privat gepflegten Tieren handelt es sich meistens um Wildfänge. Eine Weiterzucht dieser in Menschenobhut gehaltenen Tiere, vor allem der Säuger, Vögel und Reptilien ist meistens nicht möglich, da sie als „Spieltiere" meist allein und außerdem oft noch nicht einmal artgemäß gehalten werden.

Gleichzeitig kam es aufgrund dieses allgemeinen Interesses am Tier nicht nur zu einer Anzahl von Zoo-Neugründungen als kultureller Einrichtungen von Städten, sondern insbesondere auch zu solchen von Safari-Parks, in denen verschiedentlich notwendige Winterunterkünfte und Zuchtstätten fehlen, und von kleineren Wild- und Tiergehegen, die sehr oft mit Restaurationsbetrieben gekoppelt sind und auf rein kommerzieller Basis betrieben werden, wobei tierartgemäße Haltungen oft nicht hin-

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 52—61

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

reichend berücksichtigt werden. Sie versuchen vielmehr durch die Tierhaltung den Besucher für andere, tierfremde, Gewinn bringende Einrichtungen zu interessieren.

Solche Unternehmungen müssen heute vor allem in der Sicht des Natur- und Tierschutzes als Fehlentwicklungen beurteilt werden. In modernen, gut geführten Zoos geht es heute nicht mehr wie in den altertümlichen Menagerien um eine Zurschaustellung von möglichst exotischen und wilden Tieren als Abenteuer- und Nervenkitzel (HEDIGER 1973). Vielmehr hat der Zoo heute seine Bedeutung eben für jene Tierwelt, die durch Jagd, Fang und Zerstörung ihres Lebensraumes in weiten Teilen ihrer Verbreitung in ihrem Bestand bedroht ist. Für sie wird der Zoologische Garten zu einer Ersatzheimat. Zumindest hier können die Tiere auch für die Nachwelt erhalten werden, wenn dies aufgrund der Unvernunft des Menschen oder aus wirtschaftlichen Gründen schon in freier Natur nicht möglich ist. Hier muß der Zoo als kulturelle und wissenschaftliche Institution seinen Beitrag leisten und dem Besucher Information liefern zu Fragen des Naturschutzes, Umweltschutzes, zur Problematik der Tierhaltung und zu anderen allgemeinen biologischen Besonderheiten der gehaltenen Tiere, zu deren Beachtung bei jeglicher Tierhaltung das Tierschutzgesetz von 1972 in der BRD zwingt.

Durch diese Bedeutung Zoologischer Gärten für Mensch und Tier ergeben sich einige Aufgaben und Zielvorstellungen, die sich von denen Zoologischer Gärten oder gar Menagerien früherer Zeit unterscheiden. Sie lassen sich mit folgenden Begriffen umschreiben: 1. Natur- und Tierschutz — 2. Erholung und Unterhaltung — 3. Forschung — 4. Unterricht und Bildung.

## Natur- und Tierschutz

Unter dem direkten oder indirekten Einfluß des Menschen sind immer mehr Tierarten zum Aussterben verurteilt. Bis zum Jahre 1800 starb in einem Zeitraum von 55 Jahren jeweils eine Tierart aus. Im 19. Jahrhundert wurden dafür nur noch 18 Monate benötigt. Seit 1900 ist der Mensch für die Ausrottung einer Tierart pro Jahr verantwortlich, und von Tag zu Tag verkürzt sich die Zeitspanne, bis eine weitere Art ausgerottet ist (BLAKELY 1967).

Sinnvoll und wünschenswert wäre es, die vom Aussterben bedrohten Tierarten in ihrem Biotop so zu schützen, daß ihr Bestand in absehbarer Zeit dort wieder als gesichert gelten kann (CROWCROFT 1969). Doch oft, insbesondere bei Großsäugetieren, ist dies nicht möglich. Deshalb erwuchs den Zoologischen Gärten die Aufgabe, solche Tierarten wenigstens im Zoo auch für die Nachwelt zu erhalten. Und Zoos ergriffen die Initiative, lange bevor sich internationale Organisationen um Naturschutz kümmerten. Nur so war es z. B. möglich, den Wisent, den Milu, das Przewalskipferd oder die Hawaiigans vor dem Aussterben zu retten. Für solche Tierarten wurde der Zoo zur Ersatzheimat.

Zwischen Naturschützern und Zoofachleuten war es lange Zeit und ist es auch heute noch manchmal umstritten, ob man die wenigen Individuen einer stark gefährdeten Tierart noch um einige weitere Tiere in freier Natur für die Haltung im Zoo dezimieren darf. So verzichten Zoologische Gärten aufgrund eines gemeinsamen Abkommens auch auf den Ankauf von nicht im Zoo gezüchteten bedrohten Tieren. Ein solches Verhalten ist aber wohl nur sinnvoll, wenn zumindest eine Chance besteht, den Bestand dieser Tierart in ihrem Wildbiotop zu sichern. Daß dieser so scheinbar einfachen Forderung vielfältige Probleme entgegenstehen, zeigt sich beim Orang. Aber auch für Elefantenpopulationen können sich in Freiheit die Umweltbedingungen höchst bedrohlich entwickeln, wie die Darlegungen von KURT (1974) anschaulich machen.

Ein weiterer Grund von Tierankäufen abzusehen ist gegeben, wenn in den Zoologischen Gärten der Bestand dieser Tierart für Zuchtzwecke bereits genügend groß ist, wie dies heute z. B. bei einigen der Menschenaffen der Fall ist. Doch auch in diesem Fall ist sorgfältig zu beachten, daß ein hinreichender Austausch von Zuchttieren die natürliche Erbmannigfaltigkeit sichert und sich in zu klein gewordenen Populationen nicht Gründereffekte einstellen. Zahlreiche Tierarten — u. a. die amerikanische Wandertaube — starben aus, nur weil die Schutz-

maßnahmen der Zoologischen Gärten erst zu spät kamen. Heute kann es kaum mehr jemand befürworten, das Aussterben einer Tierart in ihrem Biotop zu riskieren, anstatt sie wenigstens im Zoo zu erhalten (Durrell 1973; Hediger 1973).

Gefangenschaftshaltung in Zoologischen Gärten darf sich als Schutzmaßnahme nicht in einer einfachen Haltung von oft sogar nur einzelnen Individuen bedrohter Tierarten erschöpfen. Allzu oft wird ein solcher Besitz bedrohter Tierarten von kleineren Tiergehegen nur als Beweis ihrer wissenschaftlichen Glaubwürdigkeit" angeführt (Crowcroft 1969). Es müssen – und darin stimmen die gut geführten Zoos heute überein – für eine erfolgreiche Zucht bedrohter Tierarten unbedingt größere Tiergruppen gebildet und die Voraussetzungen für Zuchterfolge erforscht werden.

Nicht jeder Zoologische Garten ist in der glücklichen Lage wie der Jersey Wildlife Preservation Trust, sich einzig und allein auf die Züchtung bedrohter Tierarten konzentieren zu können (Durrell 1973; Mallinson 1973). Die Errichtung regelrechter Zuchtstationen scheitert schon oft aus Kostengründen. Deshalb machte die frühere Konkurrenz zwischen den Zoos heute einer engen Kooperation Platz. Zwischen einzelnen Tiergärten gebildete Zuchtgemeinschaften sind jetzt an der Tagesordnung.

Auch können die Zoologischen Gärten nicht zu einer modernen Arche Noah werden, in der alle bedrohten und möglichst viele andere Tierarten Unterkunft finden. Deshalb konzentierten sich in den letzten Jahren die Zoos mehr und mehr je nach ihren speziellen Gegebenheiten auf einzelne Tiergruppen und verringerten die von ihnen bis dahin gehaltene Artenzahl oft drastisch (Clarke 1972; Crowcroft 1969; Freiheit 1974; Hediger 1973). Damit wandelte sich das Bild des Zoos grundlegend. Lange Zeit war eine große Arten- und Unterartenfülle besonders von Großsäugetieren der Stolz eines jeden Zoos. Noch Schneider (1929) und Antonius (1934) forderten für den Tierbestand des Zoos einen möglichst umfassenden Überblick über das gesamte Tierreich. Der Zoo früherer Zeit war praktisch ein lebendes Museum. Heute überläßt der Zoo diese Aufgabe den wissenschaftlichen Museen (Schäfer 1963) und beschränkt sich auf die Zucht und eine zwar künstliche, aber biologische Haltung von ausgewählten Tiergruppen.

Über die Auswahlkriterien für solche Gruppen bestehen allerdings grundlegende Meinungsverschiedenheiten. Während van Bemmel (1971) und die Frädrichs (1973) die Erhaltung und Zucht auch von Unterarten im Zoo für wichtig erachten, lehnt Hediger (1973) dies ab. Mit Recht verweist er auf die oft nur geringe Validität der Unterarten. Denn im allgemeinen erfolgte die Definition der Unterarten an nur punktuell gesammeltem Museumsmaterial. Erst seit Mayr (1942, 1967) finden die Begriffe der Trends und Clines immer mehr Beachtung in der Systematik. Es zeigte sich, daß sich zwar oft die Tiere aus den äußeren Enden ihres Verbreitungsgebietes unterscheiden, sie aber durch viele Übergangsformen miteinander verbunden und deshalb nicht von einander abzugrenzen sind (Lange 1972). Zweifellos gibt es aber auch zahlreiche valide Unterarten. Es wäre deshalb bedauerlich, wenn diese Formenvielfalt verlorenginge und aus Angst vor einer zu geringen Zuchtbasis ein Einheitstier herausgezüchtet wird, das es so in freier Natur gar nicht gibt. Dies dient nicht der Arterhaltung eines Wildtieres, sondern ist der erste Schritt zur Domestikation. Denn eine starke Vermehrung kleiner Ausgangsbestände unter veränderten Selektionsbedingungen führt durch Rekombinationseffekte zu Genumkombinationen (Herre und Röhrs 1973). Für eine solche oft sehr schnelle Entwicklung bieten Aquarienfische mit ihren zahlreichen Schleier- und Farbmutanten gute Hinweise.

Zum anderen wird heute trotz bekannter Problematik noch immer die Wiedereinbürgerung von Zootieren in ihre ursprünglichen Wildbiotope propagiert. Zu solchen Experimenten stehen wohl immer nur wenige Individuen zur Verfügung. Oft wurden sie von Menschen aufgezogen, oder sie haben in Zoologischen Gärten Menschen näher kennengelernt, als dies bei echten Wildtieren der Fall ist. Solche halbzahmen Individuen tragen, besonders bei Raubtieren, Gefahrenquellen in sich, die nicht übersehen werden dürfen. Weiter kommt es zwangsläufig zu sog. Gründereffekten (Günther 1962; Mayr 1942). Ihre Auswirkungen durch solche Zooeinheitstiere sind mindestens genauso negativ zu beurteilen wie eine Wiedereinbürgerung ausgestorbener Tierarten durch Vertreter einer fremden Unterart, etwa von Sibirischen Luchsen oder Nordamerikanischen Bibern in Mitteleuropa. Doch darf nicht übersehen werden, daß auch gerade solche, meist spektakuläre Wiedereinbürgerungen bei der Bevölkerung das Interesse an Fragen des Naturschutzes wachhalten.

Nicht nur wegen der Unsicherheit in der Abgrenzung von Unterarten und aus Furcht, auf einer zu geringen Zuchtbasis aufbauen zu müssen, lehnt HEDIGER (1973) die Erhaltung geographischer Formen ab. Er glaubt vielmehr, eine solche Unterarterhaltung führe von der biologischen Tierhaltung schnell wieder zu Tiersammlungen und damit erneut zu einer Verwechslung der Aufgaben zwischen Zoo und Museum. Das braucht bei einer Spezialisierung der Zoos aber nicht einzutreten. Zweifellos ist HEDIGER jedoch zustimmen. daß bei Erhaltung von validen Unterarten die Auswahl nicht nach dem Schauwert der Gruppe, sondern nach dem Grad ihrer Bedrohung getroffen werden muß. Sonst handelt es sich auch hier wieder um die Zucht einer „Superform“. Aus gleichem Grund ist auch die Zucht von Farbvarianten abzulehnen. Einzelne, wenige Beispiele für die natürliche Variabilität auch bei Wildtieren können für den Besucher lehrreich sein, vorausgesetzt, es handelt sich auch hierbei nicht schon um einen Domestikationseffekt, sondern um Erscheinungen, welche zum Verständnis der Haustierwerdung beitragen können. Zur Beantwortung dieser Fragen und auch für die erfolgreiche Zucht bedrohter Tierarten müssen unbedingt die neuesten wissenschaftlichen Erkenntnisse insbesondere der Populationsgenetik berücksichtigt und einer kritischen Wertung unterzogen werden. Nichts darf dem Zufall überlassen werden. Deshalb werden nach den guten, bei Wisent und Przewalskii-Pferd gewonnenen Erfahrungen auch für immer zahlreichere Tierarten Internationale Zuchtbücher geführt.

Zur Erhaltung bedrohter Natur kann der Zoo nicht nur direkt beitragen, sondern auch indirekt durch eine gezielte, informierende Öffentlichkeitsarbeit. Bei der Beschriftung der Tierarten können entsprechende Hinweise gegeben werden, ebenso beim Vorstellen in der Presse von neuen oder neu geborenen Tieren sowie bei Führungen im Zoo bzw. durch Vorträge an Volkshochschulen und anderen Bildungseinrichtungen (HAUCHECORNE 1928; REUTHER 1975). Wichtig ist auch eine enge Zusammenarbeit mit internationalen und nationalen Naturschutzbehörden. Hier sei nur stellvertretend für andere an die Erfolge der Frankfurter Zoologischen Gesellschaft für den Naturschutz in Ostafrika erinnert.

In Zeiten des allgemeinen Massentourismus darf aber auch nicht die Werbewirkung der Zootiere selbst unterschätzt werden, die stellvertretend für ihre Art in Freiheit um Verständnis des Menschen werben (FREIHEIT 1974).

Nicht nur Wildtiere drohen in unserer technisierten Welt auszusterben, sondern auch sehr viele Haustierrassen werden für immer verschwinden, wenn sich nicht auch ihrer der Zoo annimmt. Obgleich sich Zoologische Gärten in erster Linie mit Wildtieren beschäftigen, ist auch die Haltung von Haustieren biologisch von Bedeutung. Denn an kaum einem Wildtier kann schon durch einige wenige Beispiele die innerartliche Variabilität so anschaulich demonstriert werden wie an Haustieren. Zum anderen steckt in den Haustieren ein gutes Stück menschlicher Kulturgeschichte. Erst mit dem Besitz von Kulturpflanzen und Haustieren fand der Mensch die Zeit, seine geistigen Fähigkeiten intensiver zu nutzen (HERRE und RÖHRS 1973). Haustiere stellen in gleichem Maße Beispiele menschlicher Kultur dar wie die Gemälde alter Meister. Dem Zoo als kultureller Institution kommen auch hier Schutzaufgaben zu. Dieser Aufgabe widmet sich besonders der Zoopark Erfurt, der bemüht ist, viele primitive, vom Aussterben bedrohte Haustierrassen, insbesondere Haussäuger, für die Nachwelt zu erhalten.

## Erholung und Unterhaltung

Je größer die Städte sind, desto stärker ist das Bedürfnis ihrer Bewohner nach Begegnung mit der Natur. Die Schaffung von ausreichenden Parkanlagen, insbeson-

dere aber von belebten Parks, also Zoologischen Gärten, wird so zu einem dringenden Bedürfnis. Der Zoo wird ein Teil des Großstadtbiotopes (Hediger 1954, 1973). Hier hat auch der Großstädter in einem gepflegten Park die Möglichkeit zur Begegnung mit der Natur und zum Beobachten von Tieren.

Um nicht nur ein Betrachten, sondern ein wirkliches Beobachten der Tiere zu ermöglichen, müssen diese so untergebracht sein, als ob sie sich in ihrer natürlichen Umwelt befinden. Dadurch kann der Besucher die Tiere nicht nur wie im Museum oder den früheren Menagerien betrachten, sondern sie auch in ihren natürlichen Lebensäußerungen beobachten.

Als eine solche Nahtstelle zwischen Mensch und Natur (Gewalt 1975) sollte jeder Zoo auch stets ein Garten, wenngleich auch ein Tiergarten sein. Deshalb sind eine ausgewogene architektonische Aufteilung des Parkes, eine ästhetische Gestaltung der notwendigen Gebäude und deren gutes Einfügen in die Parklandschaft erforderlich (Cuspinera 1972; Schneider 1929; Stach 1974), damit der Besucher durch eine von Tieren belebte Landschaft geführt wird. Schon Antonius (1934) wies deshalb darauf hin, daß eine Vereinigung von Zoologischen und Botanischen Gärten erstrebenswert sei, um eine biologische Einheit von Tier und Pflanze zu erzielen. Aufgrund der unterschiedlichen Entstehungsgeschichte von Botanischen und Zoologischen Gärten ist dies auch heute noch nur selten der Fall. Hier ist z. B. die Wilhelma in Stuttgart als Zoologisch-Botanischer Garten in der glücklichen Lage, auch in der Umgebung der Gehege den typischen Landschaftscharakter der Heimat der Tiere nachzubilden.

Insbesondere aber kann bei der Haltung von Kleintieren und im Aquarien- und Terrarienbereich eine scheinbar natürliche Umwelt für das Tier geschaffen werden. Manche wichtigen Umweltfaktoren, z. B. Temperaturdifferenz oder Strömung, lassen sich aber nur schwer oder gar nicht nachahmen. Vielmehr müssen in der Erkenntnis, daß die natürliche Umwelt der Tiere nicht geschaffen, sondern stets nur optimal nachgeahmt werden kann, die aus der Feldforschung gewonnenen Befunde auf die Zooverhältnisse transponiert werden und die Tiergehege so gestaltet werden, daß sie den natürlichen Verhaltensweisen der Tiere entsprechen. So entsteht der Eindruck, das Tier befände sich in seiner natürlichen Umgebung, aber auch der Betrachter sei miteinbezogen. Erste Schritte in diese Richtung der Zoogestaltung wurden mit gitterlosen Freianlagen in Hagenbecks Tierpark unternommen. Der Zoo ist somit kein Stück unverfälschter Natur, sondern eins zu bestimmten Zwecken gestalteter Natur (Schneider 1929).

Um aber auch an besucherreichen Tagen den Zoobesuch zu einem Naturerlebnis werden zu lassen, ist unbedingt eine gute Publikumsabwicklung erforderlich. Schließlich möchte der Besucher hier der Natur als Individuum begegnen und nicht wiederum in der Massengesellschaft der Großstadt aufgehen. Deshalb müssen das Wegenetz entsprechend ausgebaut und gewisse Ruhezonen sowie zahlreiche Beobachtungsplätze geschaffen werden.

Nicht zu unterschätzen ist ein gewisser Sozialisationseffekt, den Zoologische Gärten haben (Gewalt 1975; Kirchshofer 1974). Während alle übrigen Freizeiteinrichtungen stets nur von bestimmten Alters- oder Sozialschichten und oft auch nur von Einzelpersonen in Anspruch genommen werden, findet der Zoobesuch meist mit der ganzen Familie oder Freunden statt. Man teilt hier seine Erlebnisse mit Gleichgesinnten.

Damit ist der Zoo inmitten der Betonwüste unserer Städte nicht nur eins der wenigen Stücke Natur, sondern auch ein Ort der Erholung und zwischenmenschlichen Beziehung.

## Forschung

Obgleich Zoologische Gärten ihre ursprüngliche Existenz der menschlichen Schaulust oder dem Prestigedenken der Regierenden verdanken und nicht wie Botanische Gärten aus Universitätsinstituten hervorgegangen sind, ist der moderne Zoo heute ohne wissenschaftliche Aufgabenstellung kaum noch denkbar, in keinem Fall aber berechtigt.

Schon Muth (1935) und Schreiber (1938) weisen auf die Bedeutung der Zoologischen

Gärten für die Wissenschaft hin. Der Zoo ist nicht nur Lieferant von Tierkadavern für die Forschung der Morphologen, Anatomen, Histologen und Parasitologen. Dadurch werden Einsichten gewonnen, welche der Tiergartenbiologie dienen und natur- und tierschutzgerechte Haltungsweisen ermöglichen. Zoologische Gärten bieten neben biologisch orientierten Morphologen insbesondere Verhaltensforschern ein weites Feld von Beobachtungsmöglichkeiten. Unzählige Arbeiten liegen heute über die an Zootieren gewonnenen Verhaltensweisen unterschiedlichster Tiergruppen vor. Die Zoos fördern und unterstützen solche Arbeiten, wenn sie ohne schwerwiegende Störung und Gefährdung der Tiere und Tierpflege durchgeführt werden können.

Auch bietet nur der Zoo die Möglichkeit, Daten zu sammeln, die in freier Natur nicht oder nur schwer gewonnen werden können. Es sei hier nur an Brunft- und Tragzeiten sowie an Wachstumsmessungen während der Jugendentwicklung erinnert. In der Parasitologie und Pathologie wurden durch die Erforschung der Zootierkrankheiten ebenso neue Erkenntnisse für die Wildtierbiologie als auch für die Zoonosen beim Menschen gewonnen (Kirchshofer 1974; Trueta 1970).

Neben diesen traditionellen Wissenschaftszweigen entstand durch die wissenschaftliche Aufgabenstellung im Zoo auch eine neue biologische Teildisziplin, die Tiergartenbiologie (Hediger 1942). Sie beinhaltet alles, was im Zoologischen Garten von biologischer Bedeutung ist und umfaßt so unterschiedliche Wissenschaftsgebiete wie Klimatologie, den natürlichen Biotop ersetzende Architektur, Ernährungswissenschaft, Parasitologie, Pathologie, sowie Soziologie und Psychologie von Tier, aber auch Mensch (Hediger 1965). Praktisch ist die Tiergartenbiologie eine Ökologie der Zootiere (Dollinger 1971).

Auf dem Gebiete der Tiergartenbiologie liegen heute die Hauptaufgaben wissenschaftlicher Arbeit im Zoo. Dabei kommt es zu einer engen Zusammenarbeit mit der Feldbiologie. Denn in der Freilandforschung gewonnene Erkenntnisse aus der Wildtierbiologie, Ökologie und Ethologie finden in der Zootierhaltung ihren Niederschlag.

Entsprechend der Ernährungsweise und Futterwahl der Tiere werden ausgeklügelte Futterrezepturen erstellt, die alle für das Tier essentiellen Bestandteile im richtigen Verhältnis enthalten, aber auch ein arttypisches Fressen erfordern.

Gruppengröße und -zusammensetzung der einzelnen Tierarten richtet sich nicht nur nach der Käfiggröße, sondern ebenso nach der auch in der Natur vorhandenen. Zum anderen werden natürliche Tiergesellschaften angestrebt, also sowohl eine Vergesellschaftung verschiedener, im gleichen Wildbiotop lebender Tierarten, als auch eine Vereinigung von Fauna und Flora dieses Biotopes.

Können hier vorliegende Forschungsergebnisse noch direkt für die Zootierhaltung übernommen werden, so bedarf es bei der Neuplanung von Gehegen und Tierhäusern intensiver Überlegungen, für welche Tierart mit welchen Lebensansprüchen diese geplant sind. Hier muß eine Transposition der natürlichen Verhältnisse des Freilandbiotopes auf die künstlichen des Zoologischen Gartens vorgenommen werden, damit das später in diesem Gehege gehaltene Tier sich in seiner Umgebung wohlfühlt und dieses als Ersatzrevier annimmt. Es müssen die entsprechenden Umweltfaktoren: Raumgröße, Temperatur und Luftfeuchtigkeit, Tages- und Nachtlänge, Bepflanzung, Spielmöglichkeiten, Beschaffenheit des Bodens und der Wände und vieles mehr geschaffen werden. Zur Erzeugung und Erhaltung dieser notwendigen Umweltbedingungen sind technische Einrichtungen erforderlich (Stach 1974). Zum anderen ermöglichen die heute zur Verfügung stehenden technischen Hilfsmittel eine solche Transposition oft sehr viel leichter als eine Verarbeitung natürlicher oder herkömmlicher Materialien. So garantiert das zur Abgrenzung von Tierräumen immer häufiger verwendete Glas leichter die klimatischen Faktoren, entsprechenden Lichteinfall und bei Affen z. B. auch Schutz vor Ansteckungskrankheiten durch den Besucher. Die freie Sicht für den Betrachter ist eigentlich nur ein positives Nebenprodukt.

In den Käfigen selbst gibt es Sand- und Wasserbademöglichkeiten, Tauchbecken, natürliche und künstliche Sonnenplätze, passende Futterstellen, Rückzugsplätze, Kletter- und

Spielgeräte sowie weitere Komforteinrichtungen für das Tier. Alle diese Einrichtungen können nicht nach einem allgemeinen Schema entworfen werden, sondern müssen sich an den Anforderungen der jeweiligen Tierart orientieren. Bei Huftieren ist auf die entsprechende Bodengestaltung zu achten, bei Affen auf die Ausgestaltung der Klettermöglichkeiten — sie müssen die Bewegungsweise und Griffweite berücksichtigen —, bei Tintenfischen und Barschen auf Höhlenverstecke und bei Baumschlangen auf der Dicke des Tieres entsprechendes Geäst.

Zootiere müssen nicht wie ihre freilebenden Artgenossen einen großen Teil des Tages dem Kampf ums Überleben widmen. Das kann zu einer vermehrten Spielfreudigkeit führen. Dem ist vor allem bei geistig höher entwickelten Formen durch entsprechende Beschäftigungsmöglichkeiten Rechnung zu tragen. Vor allem Menschenaffen sollten Käfigeinrichtungen haben, die sie selbst bedienen können, wie Karusselle, Duschen, Rohgummiseile und -klötze, aber auch stets frische Äste zum Entrinden.

Bei vielen Tieren dienen aber auch Dressuren der Beschäftigung der Tiere. Gleichzeitig sind sie eine besondere Attraktion für die Besucher.

Zusammenfassend läßt sich feststellen: Zoologische Gärten bieten nicht nur außenstehenden Wissenschaftlern ein Beobachtungsfeld, sondern die eigentliche wissenschaftliche Arbeit am Zoo liegt im Sammeln und Auswerten von Daten, die nur selten durch die Feldforschung gewonnen werden können, und insbesondere im wissenschaftlich fundierten, für jede Tierart sinnvollen Transponieren der natürlichen Verhältnisse in die künstlichen des Zoologischen Gartens. Gewonnene Erkenntnisse werden in entsprechenden Fachzeitschriften veröffentlicht und auf nationalen und internationalen Fachtagungen diskutiert.

## Unterricht und Bildung

Heute bereits gleichwertig mit den zuvor erwähnten Aufgaben ist die Bildungsfunktion der Zoologischen Gärten, die in Zukunft noch an Bedeutung gewinnen wird. Denn auch der nur mit dem Wunsch nach Erholung in den Zoo kommende Besucher kann hier durch eine aufgelockerte Belehrung für biologische Fragen gewonnen werden. Erst wenn in breiten Schichten der Bevölkerung das Interesse an der Natur und Umwelt geweckt ist, können die Bestrebungen der Zoologischen Gärten für den Naturschutz zum Erfolg führen und gewinnt auch die Forschung am Zoo gesellschaftspolitische Relevanz. Zukünftig wird man die Leistung Zoologischer Gärten nicht mehr allein an ihren Nachzuchterfolgen messen, sondern mindestens in gleichem Maße auch an ihren Erfolgen bei der Bildungsarbeit. Berücksichtigt man das große Interesse vieler Menschen am Zoo und bedenkt, daß bis zu 40 Prozent der Zoobesucher Schüler sind, so wird deutlich, wie notwendig eine solche Bildungs- und Aufklärungsarbeit ist.

Im Zoo können aus relativer Nähe Tiere beobachtet werden, die auch nicht wie in der Natur fliehen. Solche Beobachtungen mit allen Sinnen wirken emotional tief beeindruckend. Hierin liegt der wesentliche Vorteil gegenüber Tierbeobachtungen in freier Natur oder dem Besuch von Naturkunde-Museen (Schäfer 1963). Da biologisches Denken aber gerade aus der Beschäftigung mit lebenden biologischen Objekten erwächst, erhöht sich der Bildungswert Zoologischer Gärten (Mühling 1973).

Deshalb sollten die Zoologischen Gärten auch schulisch genutzt werden. Dies ist nach Kooperation mit entsprechenden Bildungsinstitutionen durch die Zusammenstellung geeigneten Lehrmaterials in Form von Unterrichtsprogrammen möglich, wie sie von Naturwissenschaftlichen Museen und einigen Zoos schon seit längerem erstellt werden. Als Ideallösung ist ein Schulreferent zu fordern, der nicht nur selbst Schüler und Studenten führt, sondern in erster Linie den Lehrern die notwendigen Informationen an die Hand gibt. Oft scheitert eine solche Einrichtung aus finanziellen Gründen, obgleich gerade im Ausland oft ganze Teams, meist Studenten, auf freiwilliger und unentgeltlicher Basis arbeiten. Außerdem kann man sicher auch davon ausgehen, daß in einer Art Schneeballsystem viele Schüler nach einem solchen Schulbesuch mit ihren Eltern nochmals in den Zoo kommen.

Auch ohne Unterrichtsprogramme und gezielte Führungen kann der Besucher durch eine ausführliche Beschriftung Information erhalten. Sie sollte nicht nur den Namen und die Herkunft des Tieres angeben, sondern auch Details über biologische Besonderheiten, Gefährdung, Domestikation, aber auch über die Problematik der Haltung. Auf diesem Wege erfährt der Besucher direkt etwas über die wissenschaftliche Arbeit des Zoos. Schaubilder sollten das Beschriebene verdeutlichen und zunächst erst einmal das Interesse zum Lesen wecken. Eine erfolgreichere, aber auch sehr viel teurere Informationsübermittlung gelingt durch Sprechgeräte oder Multimedia-Shows. Durch sie können vor allem die in den Gehegen zu beobachtenden Verhaltensweisen der Tiere erklärt werden, z. B. die Sozialstruktur einer Pavianhorde. Oft können aber auch mit relativ geringem finanziellen Aufwand anatomische Besonderheiten, z. B. die Stromstöße beim Zitteral, eindrucksvoll demonstriert werden.

Neben diesem unmittelbaren Bildungsangebot kann der Zoo noch mittelbar durch seine Öffentlichkeitsarbeit oder die Herausgabe von Zoo-Zeitschriften und umfangreichen Zoo-Wegweisern Informationen anbieten. Nicht zu unterschätzen ist auch die Informationsarbeit bei der Beantwortung der zahlreichen Anfragen aus der Bevölkerung.

Eine zusätzliche Lehraufgabe, die dem Zoologischen Garten selbst zugute kommt, liegt in der Aus- und Fortbildung des Tierpflegepersonals. Denn nur am Zoologischen Garten kann der Tierpfleger eine umfassende und standardisierte Ausbildung erlangen, die es ihm ermöglicht, später an einem anderen Ort auch diffizile Tiere sachgemäß zu pflegen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen: Zoologische Gärten im weitesten Sinne haben in unserer heutigen Industriegesellschaft für den der Natur entfremdeten Menschen nicht nur Erholung in einem Stück optimal nachgebildeter Natur und eine oft erste Begegnung mit dem Tier (Dittrich 1974) zu bieten, sondern ihre eigentliche Hauptaufgabe liegt heute vielmehr bei der Bildung aller Bevölkerungsschichten in biologischen Fragen und zum anderen bei der Haltung und Zucht von Haus-, doch in erster Linie von Wildtieren, insbesondere von solchen, deren Bestand bedroht ist. Dabei ist eine enge Zusammenarbeit mit Naturschutzbehörden notwendig, damit die heute bedrohten Tierarten nach Möglichkeit nicht nur im Zoo, sondern auch in ihrem Wildbiotop der Nachwelt erhalten bleiben.

Nur wenn Zoo, Tiergarten, Wildpark, Vogelpark oder Schauaquarium — unabhängig von ihrer jeweiligen Größe und Organisation — diese Aufgaben der biologischen Bildung aller Bevölkerungsschichten, der wissenschaftlich fundierten Haltung und Zucht, insbesondere von bedrohten Tierarten und damit des Naturschutzes erfüllen, verdienen sie als kulturelle, der Allgemeinheit dienende Einrichtungen ihre Daseinsberechtigung.

Trotz der vielen in ihnen untergebrachten Tiere genügen diesem Anspruch solche Unternehmen nicht, die aus Unkenntnis oder aus kommerziellen Gründen die Tierhaltung als reine Schaustellung betreiben oder um Besucher für andere, tierfremde Einrichtungen zu gewinnen, und damit als Freizeiteinrichtungen höchstens der Erholung dienen. Sie sind deshalb aus tiergärtnerischen Gründen ebenso abzulehnen wie aus Gründen des Naturschutzes und aus der Sicht des Tierschutzes. Hier wird deutlich, daß sich unter der Bezeichnung Zoo, Tiergarten etc. sehr unterschiedliche Einrichtungen verbergen. Das muß ein vorwiegend auf Naturschutz ausgerichteter Säugetierforscher beachten.

## Zusammenfassung

Der moderne Zoo dient heute nicht mehr allein der Schaustellung und Erholung, sondern hat insbesondere bei der Erhaltung von bedrohten Großsäugetierarten einen wichtigen Part übernommen. Für den Erfolg dieser Schutzmaßnahmen ist eine wissenschaftlich fundierte Tierhaltung notwendig. Um für solche Tier- und Naturschutzaufgaben das Verständnis der breiten Öffentlichkeit zu gewinnen, muß der Zoo Informationen und Unterrichtung liefern. Auf diesem Unterrichts- und Bildungssektor liegen die wichtigsten Aufgaben des Zoos heute und in nächster Zukunft. Viele der heute betriebenen Tierhaltungen erfüllen alle diese Aufgaben nicht und verdienen deshalb nicht den Anspruch als kulturelle Einrichtung.

## Summary

*Task of the modern Zoological Garden*

The modern zoo is today not longer an exhibition of living animals and only a place for recreation, but the most important topic is the conservation of endangered animals. To be successfull in conservation the zoo must use scientific results and do his own research for the keeping of animals and especially for constructing enclosures and animal houses.

Another important fact today and probably even more in the future is the education of the public. Only zoos with such a special, on research based program for education and conservation are zoos in a modern sense. All other animal parks have not the qualification for their existence.


## Literatur


Antonius, O. (1934): Die Bedeutung der Zoologischen Gärten für die volkstümliche Belehrung auf dem Gebiete der Biologie. Zool. Gart. (N. F.) **7**, 217—223.

Bemmel, A. C. V. van (1971): Keeping and breeding of pure subspecies in Zoos and National Parks. Zool. Gart. (N. F.) **40**, 160—162.

Blakely, R. (1967): The Empty Zoo. Brookfield Bandarlog **31**, 13.

Clarke, G. K. (1972): New Directions for Zoos. Topeka Zoo **VIII**, 3.

Crowcroft, P. (1969): A Zoo Manifesto. Brookfield Bandarlog **36**, 3—6.

Cuspinera, A. J. (1972): Conozca Los Zoos. Rev. Parque Zool. de Barcelona **14**, 9—12.

Dittrich, L. (1974): Der Zoo — Die Streichelwiese. Adreßbuch der Landeshauptstadt Hannover.

Dollinger, P. (1971): Tod durch Verhalten bei Zootieren. Zürich: Jura Verlag.

Duplaix-Hall, N. (Ed.), (1974): International Zoo Yearbook 14. Zool. Soc. London 1974.

Durrell, G. (1973): Controlled Breeding as a Conservation Tool. The Jersey Wildlife Preservation Trust. 10th Annual Report 98—101.

Frädrich, H.; Frädrich, J. (1973): Zooführer. Säugetiere. Stuttgart: G. Fischer.

Freiheit, C. F. (1974): Is it really time to phase out zoos? The Zoo Review, Denver Zool. Gardens 4—6.

Gewalt, W. (1975): Brauchen wir noch den Zoo? die barmer **3**, 68—71.

Günther, K. (1962): Systematik und Stammesgeschichte der Tiere 1954—1959. Fortschr. Zool., Stuttgart, **14**, 269—547.

Hauchecorne, F. (1928): Naturschutzaufgaben unserer Zoologischen Gärten. Zool. Gart. (N. F.) **1**, 81—87.

Hediger, H. (1942): Wildtiere in Gefangenschaft. Basel.

— (1954): Die Bedeutung des Zoologischen Gartens für die Bevölkerung. Jahresbericht Zool. Garten Zürich 23—27.

— (1965): Mensch und Tier im Zoo: Tiergartenbiologie. Rüschlikon - Zürich: Albert Müller Verlag.

— (1973): Bedeutung und Aufgaben der Zoologischen Gärten. Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. Zürich **118**, 319—328.

Herre, W. (1975): Umweltveränderungen und Tierwelt. Schriftenreihe Agrarwiss. Fachbereich Univ. Kiel **53**, 96—110.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Jena: VEB Gustav Fischer.

Kirchshofer, R. (1974): Unterricht im Zoo. Bemerkenswerte Tierarten im Frankfurter Zoo — Moderne Zootierhaltung. Zoo Frankfurt, Schulabt., **25**, Mitt. 6—15.

Kurt, F. (1974): Asiatische Elefanten — Gestalter des Dschungels. Image Roche **59**, 2—13.

Lange, J. (1972): Studien an Gazellenschädeln. Ein Beitrag zur Systematik der kleineren Gazellen, *Gazella* (De Blainville, 1816). Säugetierk. Mitt. **20**, 193—249.

Mallinson, J. J. C. (1973): Zoo's Role In Conservation. The Jersey Wildlife Preservation Trust. 10th Annual Report 93—97.

Mayr, E. (1942): Systematics and the origin of species. New York: Columbia University Press.

— (1967): Artbegriff und Evolution. Berlin - Hamburg: Paul Parey.

Mühling, P. (1973): Der Tiergarten als Unterrichtsstätte — die Zooschule als Instrument der Biologieunterrichtung. Päd. Inst. der Stadt Nürnberg **31**, 1—124.

Muth, K. W. (1935): Tiergärten und Tierschutz. Zool. Gart. (N. F.) **8**, 297—300.

Reuther, R. T. (1975): Zoo's and Wildlife Conservation ... Topeka Zoo **XI**, No. 1.

Schäfer, W. (1963): Zoo und Museum, ein Vergleich. Natur und Museum **93**, 187—189.

Schneider, K. M. (1929): Aufgaben des modernen Zoologischen Gartens. Zool. Gart. **2**, 77—84.

Schreiber, H. (1938): Vergleichende biologische Morphologie und Tiergärtnerei. Zool. Gart. (N. F.) 10, 131—139.

Stach, G. (1974): Stilepochen zoologischer Gebäude. Dtsch. Architektenblatt 23 BW, 1585 bis 1588.
Trueta, J. (1970): Los parques zoológicos y su contribución al progreso de la Biología. Rev. Parque Zool. de Barcelona 12, 5—6.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Jürgen Lange, Wilhelma, Postf. 5012 27, D-7000 Stuttgart 50

# BEKANNTMACHUNG

## Einladung

Die 51. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet auf Einladung von Herrn Prof. Dr. Anton Kolb in der Zeit vom 18. 9. 1977 bis zum 23. 9. 1977 in Bamberg statt.

Am Dienstag, 20. 9. 1977, nachmittags, besteht die Gelegenheit, an einer Führung durch die Stadt Bamberg teilzunehmen, wobei die wichtigsten der zahlreichen Sehenswürdigkeiten gezeigt werden. Den Abschluß bildet ein kleines Orgelkonzert. Für Donnerstag, 22. 9. 1977, ist eine Exkursion durch die Fränkische Schweiz, u. a. mit einer Höhlenbesichtigung, geplant. Weitere Einzelheiten werden später bekanntgegeben.

Alle Säugetierkundler sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich mit dem 1. Vorsitzenden, Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover, in Verbindung zu setzen.

Bitte melden Sie Vorträge für die Tagung, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollen, beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Herrn Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen, möglichst frühzeitig an. Alle den Tagungsort betreffenden Fragen beantwortet Herr Prof. Dr. Anton Kolb, Biologisches Institut der Gesamthochschule, Jesuitenstraße 2, D-8600 Bamberg.

# BUCHBESPRECHUNGEN

Remane, A.; Storch, V.; Welsch, U.: **Systematische Zoologie.** Stämme des Tierreichs. Stuttgart: Fischer 1976. 679 S., 441 Abb. Gln. DM 68,—; kart. DM 58,—.

Die Kieler Autoren A. Remane, V. Storch und U. Welsch haben in letzter Zeit mehrere kurzgefaßte zoologische Lehrbücher vorgelegt. Damit tragen sie der Nachfrage nach geeigneten Unterrichtsbüchern für den heute üblichen gekürzten Studiengang an deutschen Universitäten Rechnung. Dieses vorliegende Buch füllt sicherlich eine Lücke in diesem Angebot. Die Mannigfaltigkeit tierischer Erscheinungsformen von Protozoen bis zu den Säugetieren wird in kurzer und präziser Art dargelegt. Auf der Basis systematischer Klassifikation werden die Angehörigen der Tierstämme in ihren kennzeichnenden Merkmalen vorgestellt. Grundtypen finden gleichermaßen Berücksichtigung wie extrem abgewandelte,

an spezielle Lebensräume oder -bedingungen angepaßte Formen. Die stammesgeschichtliche Entwicklung wird über die Ergebnisse der vergleichenden Morphologie und Anatomie hinaus durch Erwähnung fossiler Formen belegt. Zahlreiche gute Habituszeichnungen und Darstellungen von Bauplänen und morphologischen oder anatomischen Details belegen die Ausführungen. Das Buch muß als wesentliche Bereicherung zoologischer Fachliteratur bewertet werden. Es ist Hochschullehrern und Studenten zu empfehlen. D. Kruska, Hannover

Bayern, A. u. J. v.: **Über Rehe in einem steirischen Gebirgsrevier.** Mit zwei Beiträgen von K. Meunier. Hamburg: Klischeeanstalt Johannes Bauer 1975. 205 S., 477 Farbfot., 5 graph. Darst. DM 120,–.

In einem über Jahrzehnte gehenden Versuch wurde ein Rehbestand in einem nur im Sommer äsungsreichen Gebirgsbiotop durch konsequente Herbstfütterung (Ersatz der fehlenden Buchen- und Eichenmast) auf größere Geweihstärke und Körperstärke gebracht. Was eintrat, war zweifellos nicht Mästung, sondern Körpervergrößerung, deren Ausmaß von Meunier statistisch nachgeprüft wurde.

Mit der Darstellung dieses Großversuchs ist ein intensives Variabilitätsstudium verbunden worden, das Einsichten über das Ausmaß bekannter Variationsformen bringt, aber auch ganz unbekannte, so z. B. die Verschiedenheit der Grenzlinie zwischen Gesichtsfärbung und dem schwarzen Nasenbereich, zutage fördert. Das ermöglicht die Schaffung eines Systems des Wiedererkennens der Einzeltiere über Jahre hinweg, wie wir es sonst kaum kennen.

Darüber hinaus sind auch die Verhaltensweisen und insbesondere deren Variabilität und Anpassungsfähigkeit eingehend beobachtet worden. Das Verhalten ist natürlich in diesem für Jäger bestimmten Buch nicht nach dem üblichen Schema beschrieben. Vielmehr liegt das Schwergewicht auf komplexen Verhaltensweisen, die in manchen kurzfristig abgewickelten Untersuchungen oftmals nicht zum Tragen kommen können. Genannt sei etwa die Gewohnheit der ♀♀, nicht an Steilhängen zu setzen, sondern dazu ebenes Gelände aufzusuchen, das dann vorübergehend überbesetzt ist. Interessanterweise führt das zur Aufgabe des Territorialverhaltens, das sofort wieder aufgenommen wird, wenn die ♀♀ mit dem Kitz in ihr altes Territorium zurückkehren. Genannt sei ferner die neue Beobachtung von Ansätzen zur Familienbildung, sicher ein Anlaß zu weiterer Forschung auf lange Sicht. Weiter: Neugierde auf den Duft im Gebiet neuer Pflanzen (Douglasie, Kanadische Pappel), was direkt zum Anlocken benutzt werden kann. Ferner Futtertradition: Ablehnung neuer Futterzusammensetzung, nach Gewöhnung umgekehrt des ursprünglichen Futters usw.

Die genaue Kenntnis vieler Einzeltiere führt zur Beobachtung solcher über viele Jahre und damit zu vielen Erkenntnissen, z. B. der, daß das Rehwild durchschnittlich eine natürliche Lebensdauer von nicht mehr als etwa 9—10 Jahren hat.

Bei der Bearbeitung einer sehr großen Abwurfstangensammlung aus dem Versuchsrevier hat Meunier das tatsächliche Vorhandensein guter und schlechter Geweihjahre und Geburtsjahrgänge nachgewiesen und dazu eine Methode entwickelt, Abwurfstangen verschiedener Altersklassen in bezug auf ihre altersbedingte Stärke zu vergleichen.

In bezug auf die Wilddichte wurden Tatsachen vorgelegt, die erkennen lassen, daß die vielzitierte Streßwirkung auf die körperliche Beschaffenheit offenbar weit überschätzt wurde. In jagdlicher Hinsicht vertritt der Hauptverfasser, Herzog Albrecht von Bayern, vielfach unkonventionelle Anschauungen, die aber gut belegt werden, wozu namentlich auch die überragend schönen, gleichwohl aber immer sachbezogenen Farbaufnahmen der J. v. Bayern beitragen. Man darf annehmen, daß das Buch die Diskussion jagdlicher wie auch ökologischer und systematischer Probleme beleben wird. G. Heidemann, München

Austin, C. R.; Short, R. V. (eds): **Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere.** Bd. 1: Keimzellen und Befruchtung. Pareys Studientexte Nr. 6. Berlin - Hamburg: Paul Parey 1976. 116 S., 50 Abb., br. 25,– DM.

Die neue Serie zur Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere soll 5 Bände umfassen. Im ersten Band berichten vier Autoren über Herkunft der Urkeimzellen, Gonadenentwicklung, Geschlechtsdifferenzierung, Meiose, Oogenese und Ovulation (T. G. Baker), über Spermatogenese, Morphologie und Physiologie der Spermien (V. Monesi), über Fortpflanzungszyklen (R. M. F. S. Sadleir) und über Besamung, Befruchtung und Parthenogenese (C. R. Austin). Alle Beiträge stammen von hervorragenden Sachkennern und sind klar, knapp und für einen größeren Kreis von Interessenten verständlich geschrieben und führen in den modernen Wissensstand

ein. Morphologische, physiologische und biologische Aspekte werden gleichmäßig berücksichtigt. Die Qualität der Abbildungen ist angemessen, wenn man berücksichtigt, daß vielfach elektronenoptische Bilder in Strichzeichnungen umgesetzt werden mußten. Das Buch ist als Einführung für Studenten, aber auch als Informationsquelle für Biologen, Mediziner und Züchtungsbiologen gut geeignet und kann warm empfohlen werden. D. Starck, Frankfurt/M.

Geist, V.: **Mountain sheep and man in the northern wilds.** Ithaca - London: Cornell University Press 1975. 248 pp. £ 6,50.

Seinem großen Werk von 1971 über Wildschafe läßt Geist nun ein populärwissenschaftliches Buch folgen, das von sehr persönlichem Gesichtspunkt aus geschrieben, den Leser zugleich einen Blick in Leben und Arbeitsweise des Feldforschers tun läßt und über Ökologie und Verhaltensweise der kanadischen Wildschafe (Stones Schaf und Bighorn) berichtet. Sozialverhalten, Aggression und Dominanzverhalten werden ausführlich abgehandelt. Besonders eingehend wird die Frage diskutiert, wie Großsäuger die klimatischen Bedingungen in subarktischen Regionen bewältigen. Ein wesentlicher Teil des Buches ist der interessanten Hypothese des Verfassers zur Hominisation gewidmet. Ausgehend vom Studium der Verhaltensweisen der Wildschafe entwickelt Geist die Hypothese, daß die entscheidende Phase der Menschwerdung, Übergang vom Sammler zum Jäger, sich in einer kalten Umwelt vollzogen haben muß, und daß viele Verhaltensweisen im Sozialleben des Menschen aus diesen Voraussetzungen verständlich werden. Das Buch bringt eine Fülle exakter Beobachtungen und origineller Überlegungen. Es ist flüssig und mit Engagement geschrieben und bietet auch dem Fachmann eine Fülle von Anregungen. In der Flut populärwissenschaftlicher Literatur sind Bücher diesen Ranges leider eine Seltenheit. D. Starck, Frankfurt/M.

Krstić, R. W.: **Ultrastruktur der Säugetierzelle.** Ein Atlas zum Studium für Mediziner und Biologen. Mit einem Geleitwort von W. Bargmann. Berlin - Heidelberg - New York: Springer Verlag 1976. 177 Abb., 377 S., geb. 48,— DM.

Elektronenoptische Photographien spielen in der Feinbauanalyse von Zellen und Geweben in zunehmendem Maße eine Rolle. Für die tierische Zelle liegen eine Reihe hervorragender Atlanten vor. Erfahrungsgemäß hat aber der Anfänger Schwierigkeiten, sich aus Flächenbildern eine Vorstellung über den dreidimensionalen Bau der Strukturen zu machen und zahlreiche Einzelheiten in ein geordnetes räumliches Bild einzufügen. Krstić legt nun einen Atlas von 175 Federzeichnungen vor, in dem nebeneinander Profilbilder und klare räumliche Rekonstruktionen der wichtigsten Zellstrukturen vorgeführt werden. Der Atlas behandelt neben einer Übersichtdarstellung das Zellinnere (Kern, Nukleolus, Cytoplasma, Zellorganellen, Metaplasma, Paraplasma: 80 Tafeln), Zelloberfläche (Zellmembran, Zellhüllen, Oberflächenvergrößerungen, Zellverbindungen: 50 Tafeln), Intercellularraum (8 Tafeln), Cytophysiologie (Mitose, Meiose, Pinocytose, Proteinsynthese, Sekretion, Phagozytose, Zilien und Flagellen: 35 Tafeln) Zelltod (2 Tafeln). Jeder Tafelseite ist eine knappe Textseite gegenübergestellt. Die Zeichnungen zeugen von einem sehr hohen didaktischen Geschick und haben künstlerische Qualität. Daneben tritt aber der prägnante und klare Text keineswegs zurück. Das Werk kann nur vorbehaltlos für Biologen und Mediziner empfohlen werden.

D. Starck, Frankfurt/M.

Schwerdtfeger, F.: **Ökologie der Tiere.** Bd. III: Synökologie. Struktur, Funktion und Produktivität mehrartiger Tiergemeinschaften. Mit einem Anhang: Mensch und Tiergemeinschaft. Hamburg u. Berlin: Paul Parey 1975. 451 S., 118 Abb., 98,— DM.

Mit dem vorliegenden Band „Synökologie" über Tiergemeinschaften, die sich aus mehreren Arten zusammensetzen, findet das umfangreiche Handbuch von Schwerdtfeger seinen Abschluß. Wie sich aus der Komplexität des Stoffes ergibt, mußten Ergebnisse und Erkenntnisse verschiedenartiger Teildisziplinen berücksichtigt werden. Neben eigenen Forschungsergebnissen des Verfassers mußte eine sehr umfangreiche und verstreute Literatur ausgewertet werden. Diese mühsame und anspruchsvolle Aufgabe hat der Autor mit großem Erfolg gemeistert und damit ein wertvolles Handbuch und Nachschlagewerk geschaffen. Die mannigfachen Probleme der Umweltbeziehungen von Tiergemeinschaften sind in vier Hauptabschnitten zusammengefaßt. Die Einleitung bringt eine klare Zusammenstellung von Definitionen

und Kommentaren über Begriffe der Ökologie. Der Abschnitt über Struktur der Tiergemeinschaften behandelt deren Entstehung (Vorkommen, Entstehung von Lebensräumen, Neubesiedlung, etc.), deren Grundformen, Merkmale der Gemeinschaftsstruktur (Artenzahl, Artendichte, Verteilung, Biomasse) und deren Dynamik. Von besonderem Interesse, auch besonders für den Evolutionsbiologen dürfte das Kapitel über Funktion der Tiergemeinschaften sein. Neben vielem anderem werden Themen wie Artenspektrum, Gleichgewicht, determinative Situation, Nische, Mobilität, Konkurrenz behandelt. Es schließt sich ein umfangreicher Abschnitt über Produktivität der Tiergemeinschaften (Stoffkreislauf, Energiefluß, produktionsbeeinflussende Faktoren, Stoff- und Energiebilanz) an. Das sehr zu begrüßende Schlußkapitel über „Mensch und Tiergemeinschaft" behandelt in souveräner Form die Konsequenzen menschlicher Beeinflussung der Umwelt und dadurch der Tiergemeinschaften. Die Zerstörung der Lebensräume durch mannigfache Einwirkung des Menschen findet ebenso Berücksichtigung wie die Tätigkeit des Menschen als Bewahrer und Erhalter. Das Buch kann als umfassendes Handbuch in keiner biologischen Bibliothek fehlen. D. STARCK, Frankfurt/M.

PUSCHMANN, W.: **Wildtiere in Menschenhand.** Bd. II. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag. 519 S., 106 Abb., 43,– DM.

Thema des vorliegenden 2. Bd. des Lehrbuches für die Ausbildung von Zootierpflegern ist die Haltung von Säugetieren. Unzählige Einzeldaten sind verarbeitet und das für die Haltung einzelner Arten aller Säugetierordnungen notwendige Wissen wird in sehr kompakter und übersichtlicher Form dargeboten.

Kurz abgehandelt werden die systematische Charakterisierung der einzelnen Gruppen, die Beschreibung der dazugehörenden Arten und deren natürliche Lebensweise und Nahrung. Breiter Raum ist den jeweiligen Abschnitten über die Haltung gewidmet, die sich mit Unterbringung, Fütterung, Fortpflanzung, Zucht, künstlicher Aufzucht und schließlich dem erreichten Höchstalter bei Zoohaltung beschäftigen. Detaillierte Tabellen über Fortpflanzungszyklen, Jugendentwicklung und Futtermittel sind oft angefügt. Das Bildmaterial stellt beispielhaft einzelne Vertreter oder seltenere Tierarten vor. Neben den Abb. von Tür- und Schiebersicherungen hätte man sich solche von Grabenschnitten noch gewünscht.

Alles in allem ein Buch, das wie der 1. Bd. weniger für Auszubildende als vielmehr für Ausbilder und bereits etwas erfahrenere Tierpfleger geeignet ist und unbedingt in die Bücherei eines jeden Institutes gehört, das sich mit der Haltung von Säugetieren beschäftigt.

J. LANGE, Stuttgart

ZÜLCH, K. J.; CREUTZFELDT, O. D.; GALBRAITH, G. C. (eds.): **Cerebral Localization.** Berlin, Heidelberg, New York: Springer 1975. 339 pp., 95 figs., 88,– DM.

Zu Ehren von OTFRID FOERSTER fand im 100. Jahr seiner Geburt ein Symposium über die Lokalisation von Funktionen im Gehirn statt. Auf diesem Kölner Treffen haben zahlreiche Wissenschaftler des In- und Auslandes über die Ergebnisse aus Neuroanatomie, Neurophysiologie, Neurochirurgie, Neuropathologie und Psychiatrie berichtet. Die Vorträge und Diskussionen sind im vorliegenden Buch einem breiten Leserkreis zugänglich. Insgesamt werden 26 Referate in 6 Themenkreisen zusammengefaßt: Motorische Funktionen (8), Interhemispherische Verbindung (4), Sozialverhalten (3), Plastizität und Dominanz (2), Cerebrale Sprachmechanismen (5) und Allgemeine Diskussion (4). Diese Beiträge vermitteln einen guten Überblick über den heutigen Stand der Lokalisationslehre vorwiegend bei Primaten und Mensch. Säugetierkundler mit wissenschaftlicher Tätigkeit in den Gebieten der Hirn- und Verhaltensforschung sollten auf diesen Symposienband zurückgreifen, da sich manche Anregungen für Fragestellungen bei anderen Säugergruppen ergeben. D. KRUSKA, Hannover

HSU, T. C.; BENIRSCHKE, K.: **An Atlas of Mammalian Cromosomes.** Vol. 9. Berlin – Heidelberg – New York: Springer Verlag 1975. 276 pp., 51 plates, DM 48,40.

Der nunmehr vorliegende 9. Band des Chromosomenatlas von HSU und BENIRSCHKE enthält Darstellungen und Angaben über weitere Säugetierarten und Hinweise auf neuere Arbeiten zu bereits veröffentlichten Arten. Auch in diesem Band sind viele nützliche Hinweise zu finden. W. HERRE, Kiel

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland einschließlich Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Vom Wildtier zum Haustier

Von Prof. em. Dr. Dr. h. c. Dr. h. c. HANS NACHTSHEIM, Berlin, und Dipl.-Biol. Dr. HANS STENGEL, Frankfurt a. M., 3., völlig neubearbeitete Auflage. 1977. Ca. 158 Seiten mit 76 Abbildungen und 10 Tabellen. Format 15,5×23 cm. Balacron broschiert ca. 38,– DM. Erscheint Anfang März 1977.

In einer für weite Kreise bestimmten Darstellung zeigt das Buch die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten auf, nach denen sich im Verlauf der Jahrtausende und bis in die Gegenwart hinein die Haustierwerdung vollzogen hat und noch vollzieht. Schritt für Schritt werden dann am Beispiel des Kaninchens die genetischen Vorgänge der Domestikation erläutert. Sie lassen erkennen, wie aus dem Tier der freien Wildbahn ein Haustier mit einer Fülle verschiedener Rassen geworden ist, wobei natürlich das, was hier am Beispiel eines einzelnen Haustieres gesagt und gezeigt wird, auch für die Rassenbildung bei den anderen Tieren und beim Menschen Gültigkeit hat. Bei näherer Betrachtung verschwimmen die scheinbaren Gegensätze „Wildtier" und „Haustier" völlig und lassen die Schwierigkeiten einer Abgrenzung zwischen den beiden Tiergruppen deutlich werden. Es gibt die „klassischen" Haustiere, für die eine Zuordnung außer Frage steht. Es gibt aber auch Tiere, die der Mensch in seine Obhut genommen hat, ohne daß diese deswegen schon zu den Haustieren zu rechnen sind.
Lebenslang befaßte sich Professor Nachtsheim mit der vergleichenden Genetik bei Säugetieren und Mensch. Er hat die nun vorliegende 3. Auflage seines Buches gemeinsam mit einem seiner ehemaligen Schüler, Dr. Hans Stengel, bearbeitet, der sich in seiner Dissertation ebenfalls experimentell mit der Domestikationsforschung am Beispiel des Kaninchens beschäftigte.

# Principia Genetica

Grunderkenntnisse und Grundbegriffe der Vererbungswissenschaft. Von Prof. Dr. ALFRED HEILBRONN und Prof. Dr. CURT KOSSWIG, Hamburg. 2., neubearb. Aufl. 1966. 43 Seiten. Kartoniert 6,80 DM.

„Das vorliegende Buch soll über die ‚Grunderkenntnisse und Grundbegriffe der Vererbungswissenschaft' unterrichten, wie dies im Untertitel hervorgehoben wird. Dieser Aufgabe wird es vollauf gerecht. Es bringt für nahezu 300 Stichworte, zu denen ein Register hinführt, knapp gefaßte, aber prägnante Erläuterungen. Mit diesem ‚Genetik-Gerüst' geben die beiden Autoren sowohl dem Studenten biologischer Disziplinen als auch dem Fachwissenschaftler auf genetikverwandten Gebieten ein nützliches Hilfsmittel in die Hand, durch das sie sich schnellstens informieren können. Aber auch dem Genetiker selbst wird es ein willkommenes Nachschlagebüchlein sein, denn in den hundert Jahren, die seit den grundlegenden Kreuzungsversuchen Mendels vergangen sind, hat die experimentelle und zytologische Forschung ein gewaltiges Tatsachenmaterial zu Tage gefördert, das es nötig machte, ganz neue Vorstellungen und Begriffe unserem Weltbild einzufügen. Diese Begriffe für den täglichen Gebrauch des Wissenschaftlers in ihrem Aufbau und in ihren wechselseitigen Beziehungen geordnet und festgelegt zu haben, ist das Verdienst dieser kleinen Schrift." Die Umschau

„In 300 kurzen Lehrsätzen wird in einer sonst kaum üblichen Form versucht, die Vererbungswissenschaft mit ihren Grunderkenntnissen und Grundbegriffen zur Darstellung zu bringen. Es ist den Autoren zu danken, daß sie die Mühe nicht gescheut haben, die meisten in der Genetik gebräuchlichen Begriffe exakt zu definieren und verständlich zu machen. Damit ist dieses Büchlein nicht nur für denjenigen von Interesse, der sich speziell mit dieser Wissenschaft vertraut machen möchte. Wenn der Student nicht versucht, die einzelnen Sätze gedankenlos auswendig zu lernen, wird er aus diesen Principia genetica vieles für sich entnehmen können, was er sonst nur mühsam aus größeren Lehrbüchern zusammentragen müßte."
Anatomischer Anzeiger

VERLAG PAUL PAREY · BERLIN UND HAMBURG

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · HEFT 3

Juni 1977



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# Inhalt



*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Herr Prof. Dr. M. Röhrs, Hannover.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.



*Fortsetzung 3. Umschlagseite*

---



Z. Säugetierkunde 42 (1977) 3, 129—200
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (3), 129—200 (1977)

# Der Anfang der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde[1]

Von H. Pohle

*Eingang des Ms. 26. 10. 1976*

Früh am Vormittag eines Novembertages des Jahres 1925 klopfte es an die Tür meines Dienstzimmers im Zoologischen Museum der Universität Berlin. Auf mein „Herein" kam eine hochgewachsene Gestalt ins Zimmer: Landgerichtsdirektor Kurt Ohnesorge. Wir kannten uns seit längerer Zeit, hatten wir doch gleichzeitig in Berlin Zoologie studiert und waren uns auf mancher Exkursion nähergekommen. Nun hatte die Deutsche Ornithologische Gesellschaft in diesem Herbst ihren 75. Geburtstag gefeiert, und Ohnesorge hatte an dieser Feier teilgenommen, ich nicht. So waren wir sehr schnell in der Unterhaltung über diese Veranstaltung, und da fragte er, warum es eigentlich keine Säugetiergesellschaft gäbe. Interessenten an Säugetieren gäbe es doch genug. Der Gedankengang war mir nicht neu. Ich hatte mehrfach mit Professor Paul Matschie, Kustos der Säugetierabteilung des Berliner Zoologischen Museums, darüber gesprochen. Aber dieser hatte abgelehnt mit der Hauptbegründung, eine solche Vereinigung würde der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin und mancher anderen zuviel Vortragende entziehen, so daß beide Gesellschaften kümmern müßten. Jetzt lag Matschie auf seinem Sterbelager, er konnte also seinen Einfluß nicht mehr gegen eine Säugetiergesellschaft geltend machen. Wir waren uns einig, daß seine Befürchtungen weit übertrieben waren, und daß man die Gründung einer solchen Gesellschaft versuchen sollte, als es wieder klopfte, und Dr. Max Hilzheimer, Direktor der naturwissenschaftlichen Abteilung des Märkischen Museums in Berlin, mit irgendeinem kleinen Anliegen an die Sammlung hereinkam. Er wurde sofort in unsere Besprechung einbezogen und diskutierte kräftig mit. Er machte den wichtigen Vorschlag, es müsse ein allgemein bekannter Zoologe in unseren Kreis einbezogen werden, sonst würden wir uns womöglich umsonst bemühen. Er schlug dafür Professor Ludwig Heck, den Direktor des Berliner Zoologischen Gartens, vor und erklärte sich bereit, diesem unsere Vorschläge vorzutragen. Ohnesorge und ich waren damit sehr einverstanden. Um aber die Gründung inzwischen voranzutreiben, erhielt ich den Auftrag, Satzungen für die zu gründende Gesellschaft auszuarbeiten.

Am 24. November 1925 wurden die Begleitbriefe zu den Sendungen dieses Satzungsentwurfes an Hilzheimer und Ohnesorge geschrieben. Die beiden müssen damit einverstanden gewesen sein, denn es gibt keinen Nachweis über Änderungswünsche. Zwei Vorgänge sind dann vom 5. Januar 1926 belegt. Einmal machte ich an diesem Tage den üblichen Krankenbesuch bei Professor Matschie in seiner Wohnung in Friedenau. Ich hatte das Original der allgemeinen Aufforderung, sich an der Gründung einer Säugetier-Gesellschaft zu beteiligen, mitgenommen und legte es ihm, nachdem ich erklärt hatte, um was es sich handelte, zur Unterschrift vor. Er lehnte ab. Aber dann haben seine Frau und ich ihm so lange zugeredet, bis er schrieb. Die Unterschrift konnte man nur lesen, wenn man wußte, von wem sie sein sollte. Frau Matschie beglaubigte sie. Zum anderen liefen unter diesem Datum die Einladungen zu einer Gründungsversammlung einer Gesellschaft für Säuge-

[1] Vortrag auf der 50. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 6. 9. 1976 in Kiel.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 129—132

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7




Gründungsversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 14. 3. 1926. *Von links nach rechts:* Unten: H. Pohle, L. Heck sen., J. Hansen, W. P. Güldenstein; 2. Reihe: F. Strehlke, H. Nachtsheim, M. Hilzheimer; 3. Reihe: L. Hartig, G. Brandes, C. Strauch, E. Schwarz; oben: E. Fechner, F. Drahn, F. Schönberg, B. Wolff, J. Mendel

tierkunde in den folgenden Tagen hinaus. Sie sollte am 18. Januar um 19 Uhr im Großen Hörsaal des Zoologischen Institutes (heute der Humboldt-Universität) stattfinden. 60 Personen, in der Hauptsache Zoologen und Anatomen, waren die Empfänger. Anwesenheitsliste und Protokoll dieser Zusammenkunft sind erhalten. 25 Personen waren anwesend. Sachliche Gründe hinderten Heck sen. am pünktlichen Erscheinen, so eröffnete Hilzheimer, Pohle führte Protokoll. Nach der üblichen Begrüßung durch den Vorsitzenden nahm Stresemann das Wort und beantragte, die heutige Zusammenkunft nur als Vorbesprechung aufzufassen, die Festsetzung des Vorstandes und der Satzung aber einer später einzuberufenden Gründungsversammlung zu überlassen. Er befürchtete, daß im anderen Fall die Nicht-Berliner sich zurückgesetzt fühlen und daher der Gesellschaft fernbleiben könnten. Die Versammlung beschloß, die endgültige Beschlußfassung über die Satzung und die endgültige Wahl des Vorstandes auf die demnächst einzuberufende Gründungsversammlung zu verschieben, heute jedoch nur die Satzung vorläufig zu beschließen und einen Arbeitsausschuß zu wählen, der die Geschäfte bis zur Gründungsversammlung führen sollte. Zum Vorsitzenden dieses Gremiums wurde Geheimrat Heck durch Zuruf gewählt und als seine Mitglieder die Herren Hilzheimer, Matschie, Neumann, Ohnesorge, Pohle und Strauch.

Vom Vorsitzenden dazu ermächtigt, trage ich die einzelnen Paragraphen des Satzungsentwurfes vor. Sie werden besprochen und z. T. in veränderter Form ge-

nehmigt. Die beschlossenen Änderungen werden sofort in den Entwurf eingetragen. Schließlich wird die Satzung als Ganzes genehmigt.

Die Herausgabe einer „Zeitschrift für Säugetierkunde" wird beschlossen und der Ausschuß beauftragt, mit in Betracht kommenden Verlegern und Druckereien zu verhandeln, damit auf der Gründungsversammlung darüber Beschluß gefaßt werden kann. Der Jahresbeitrag wird vorläufig auf M 10,– festgelegt. Am Abend dieses Tages hat die Gesellschaft 52 Mitglieder.

Am 30. Januar schicke ich an die Herren MATSCHIE, NEUMANN, OHNESORGE und STRAUCH je einen Brief. Neben einem kurzen Anschreiben sind darin enthalten Entwürfe zu einem Schreiben an die erwünschten Unterzeichner des Aufrufes zur Gründung der Gesellschaft und zu diesem Aufruf selbst. HECK, HILZHEIMER und POHLE erhalten einen solchen Brief nicht, die drei hatten ihn aufgesetzt. Wir hatten den Empfängern dieser Briefe eine Frist bis zum 3. Februar gesetzt für Ablehnung des Textes oder für Beteiligung an der Unterzeichnung des Aufrufes. Es kam aber weder innerhalb der Frist, noch danach irgendein Protest, wohl aber eine ganze Reihe von Vorschlägen für die Arbeit der Gesellschaft. Der Arbeitsausschuß trat noch zweimal zusammen, am 22. Februar und am 5. März. Zuerst wurde beschlossen, den Gründungsaufruf drucken zu lassen: 500 Exemplare. Er erhielt 32 Unterschriften hervorragender Vertreter der Säugetierkunde. Sodann wurden Vorschläge für die einzelnen Posten des Vorstandes gemacht:

| | | |
|---|---|---|
| 1. Vorsitzender: | HECK sen. | |
| 2. Vorsitzender: | DÖDERLEIN | (Ersatz: RHUMBLER) |
| 3. Vorsitzender: | HILZHEIMER | (Ersatz: DRAHN) |
| Sekretär: | POHLE | |
| Schriftführer: | OHNESORGE | (Ersatz: MOST) |
| Kassenwart: | MOSLER | |
| Beisitzer: | ABEL | (Ersatz: F. SARASIN, DUERST, KRONACHER) |

Für den Beirat, den es heute nicht mehr gibt, und der als beschließendes Organ gedacht war (der Vorstand war das ausführende) wurden 12 Berliner und 9 Auswärtige vorgeschlagen.

In der Zeit vom 27. Februar bis zum 7. März 1926 wurden die Einladungen zur Gründungsversammlung versandt. Sie fand am 13. und 14. März statt. Um 19 Uhr begann sie im Hörsaal des Geologisch-Paläontologischen Instituts mit der Begrüßung der Erschienenen durch Geheimrat HECK. Er führte aus, daß für die Lebensfähigkeit unserer neuen Gesellschaft vor allem zwei Gesichtspunkte wichtig seien: Einmal, daß alle Zweige unserer Wissenschaft zu ihrem Recht kämen, und daß wir keine Exklusiv-Gesellschaft würden, die nur zünftige Wissenschaftler aufnähme. Wir verlangten von unseren Mitgliedern nur, daß sie kritisch geschult seien. Die Satzung wird dann in der durch den Vorschlag festgelegten Form, aber mit acht kleineren Änderungen angenommen. Zur Vorstandswahl macht Professor DRAHN den vom Arbeitsausschuß zusammengestellten Vorschlag. Professor NACHTSHEIM schlägt vor, zum 2. Vorsitzenden Professor STROMER zu wählen. Die Wahl wurde in einem Wahlgang vorgenommen. Sie ergab für die von Professor DRAHN vorgeschlagenen Herren je 19 bis 23 Stimmen, sieben Stimmen zersplitterten.

Damit waren die Herren des Wahlvorschlages des Arbeitsausschusses gewählt. In den Beirat werden 12 Berliner und 9 Nichtberliner gewählt. Soweit sie anwesend sind, nehmen sie die Wahl an. An die Nichtanwesenden soll geschrieben werden. Als Ort für die nächste Hauptversammlung schlägt Geheimrat HECK Dresden vor. Der Vorschlag wird angenommen. Als Jahresbeitrag werden für natürliche Personen M 10,–, für Anstalten M 20,– und für Personengemeinschaften M 30,– festgesetzt. Die dreierlei Beiträge haben wir bald aufgegeben, da sie immer

wieder Anlaß zu Mißverständnissen und Streitigkeiten waren. Unsere Zeitschrift soll den Namen „Zeitschrift für Säugetierkunde" führen. Aus den Verhandlungen mit Verlagen und Verlegern hat sich ergeben, daß es für uns am vorteilhaftesten wäre, mit einem Kommissionsverlag zu arbeiten, der gegen einen relativ geringen Anteil an der Einnahme uns den gesamten kaufmännischen Teil der Verlagsarbeit abnähme. Es wird beschlossen, daß wir uns um einen solchen Verleger bemühen wollen. Drei weitere beschlossene Anträge haben heute keine Bedeutung mehr, wir können sie also hier fortlassen.

Die Sitzung hat von 7.25 Uhr bis 9.25 Uhr gedauert. Um 10.25 Uhr begann der dritte Teil dieser Versammlung wieder im Hörsaal des Geologisch-Paläontologischen Institutes mit dem Nachruf für Professor MATSCHIE, der sechs Tage vorher endlich von seinen schweren Leiden erlöst worden war. Im Rahmen einer wissenschaftlichen Sitzung sprachen weiter die Herren Dr. HILZHEIMER, Dr. SCHWARZ, Prof. NACHTSHEIM, Prof. BRANDES, Dr. L. HECK und Geheimrat L. HECK. Um 13.55 Uhr schloß Geheimrat HECK die Sitzung.

Der Rest ist schnell erzählt: Photo der Teilnehmer am Eingang zur Landwirtschaftlichen Hochschule, gemeinsames Mittagessen im Jägerheim, Fahrt zum Zoologischen Garten mit Führung durch Geheimrat HECK, Kaffeetafel im Konzertsaal des Restaurants des Zoologischen Gartens, Ende.

Am Abend dieses Tages hatten wir 103 zahlende Mitglieder. Ihre Zahl stieg aber relativ schnell, am Jahresende 1926 waren wir 180. Die Zahl stieg weiter. Im Juni 1928 erreichten wir die Zahl 200, im November 1929 250 und bis zum Kriege 300. Dann setzte Schwund ein. Die jungen Leute wurden eingezogen, ausgebildet, kamen ins Feld, aber nicht zurück. So ist es nicht verwunderlich, daß die Zahl der verbliebenen Mitglieder relativ gering war. Es setzte aber sofort nach der Genehmigung Propaganda ein, mit dem Erfolg, daß wir 1973 über 660 Mitglieder hatten.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. HERMANN POHLE, Bamberger Straße 32/IIII,
D-1000 Berlin W 30

# Regionale Unterschiede in der Schwanzfärbung von *Sciurus vulgaris* L., 1758[1]

Von H. Wiltafsky

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln, Lehrstuhl für experimentelle Morphologie*

*Eingang des Ms. 3. 9. 1976*

## Einleitung

Eines der auffälligsten Merkmale unserer einheimischen Eichhörnchen ist der Polymorphismus. In ein und derselben Population treten nebeneinander unterschiedlich gefärbte Exemplare auf. Die Farbe kann dabei vom hellsten Rot bis zum tiefsten Schwarz variieren.

Verschiedene Autoren haben sich mit der Frage beschäftigt, ob die Färbung von Umweltfaktoren abhängig ist. Nach den Ergebnissen von Lühring (1928), Zawidzka (1958) und Markov (1961) ist das Vorkommen dunkler Tiere an das Gebirge gebunden. Zawidzka und Markov stellen außerdem fest, daß mit zunehmender Niederschlagsmenge die Fellfärbung dunkler wird. Markov findet eine Abhängigkeit von der Jahresmitteltemperatur.

Nach Cavazza (1913) und Flik (1964) besteht dagegen überhaupt kein Zusammenhang zwischen Fellfärbung und Umweltfaktoren. Andere Autoren (Zawidzka 1958; Voipio 1957; Valverde 1967; Sidorowicz 1971) nehmen an, daß nicht Klimabedingungen für das Auftreten bestimmter Farbtypen ausschlaggebend sind, sondern der Biotop.

Alle bisherigen Feststellungen beziehen sich auf regional begrenztes Material. Nicht die gesamte Farbverteilung, sondern der Anteil dunkler Tiere wurde zur Bewertung der lokalen Fellfarbe verwendet. Dabei war die Abgrenzung dunkler Tiere subjektiv.

Ziel dieser Arbeit ist es, die Farbvariation mit Hilfe meßbarer Farbwerte an einem großen Material aus einem weiten Bereich zu erfassen und auf Abhängigkeit von Klimafaktoren zu überprüfen. Das Material wird dabei so gruppiert, daß einerseits regionale Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens bestimmter Färbungstypen erfaßt werden können und andererseits die Frage untersucht werden kann, ob innerhalb eines Färbungstyps regionale Unterschiede in der Farbausprägung bestehen. Um den Vergleich mit den Ergebnissen anderer Autoren zu erleichtern, wird das Material anhand der Pigmentierung des Einzelhaares klassifiziert und der Anteil bestimmter Färbungstypen für die einzelnen Stichproben aufgeführt.

Das Bestreben, für die Untersuchung ein möglichst umfangreiches Material zur Verfügung zu haben, führte zur Berücksichtigung des Schwanzhaares. Eichhörnchen wechseln das Schwanzhaar nur einmal im Jahr, während das Körperfell einem Frühjahrs- und Herbsthaarwechsel unterliegt. Im Verlauf des Jahres bleibt die Schwanzfärbung konstant (Wiltafsky 1973). Rückschlüsse von der Schwanz- auf

[1] Unterstützt mit Mitteln der VW-Stiftung.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 133—144

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

die Rückenfärbung sind möglich, da beide in der Regel korreliert sind. Abweichungen kommen jedoch vor und können in verschiedenen Gebieten recht unterschiedliche Häufigkeiten erreichen.

## Material und Methode

Die Bälge, die dieser Untersuchung zugrunde liegen, wurden aus verschiedenen Sammlungen (Wiltafsky 1973) entliehen. Allen Sammlungsleitern bin ich für die Überlassung des Materials zu Dank verpflichtet.

Zur Beschreibung der Farbe wurden mit Hilfe eines Elrepho-Gerätes (lichtelektrisches Remissionsphotometer) Messungen durchgeführt. Bei der Auswertung werden zwei Farbwerte berücksichtigt, nämlich die Helligkeit (= Leuchtdichte) und die Sättigung (= spektrale Farbdichte), die nach Lubnow und Niethammer (1964) zur Kennzeichnung von Melaninfarben genügen, da bei Melaninmessungen der dritte Farbwert, die farbtongleiche Wellenlänge, nur unwesentlich variiert. Die theoretischen Grundlagen für die Farbmessungen mit diesem Gerät hat Kniprath (1967) zusammenfassend dargelegt.

Um vergleichbare Resultate zu erhalten, wurde das Gerät jedesmal mit Hilfe von Kontrollbälgen auf Reproduktionsgenauigkeit überprüft, ehe eine neue Serie bearbeitet wurde. Gemessen wurde auf der Oberseite in Schwanzmitte: Der Meßpunkt liegt auf der Medianen. Schwänze, die sich im Haarwechsel befinden, blieben unberücksichtigt. Insgesamt konnten 2362 Bälge bearbeitet werden. Die Fundorte, von denen das Material stammt, verteilen sich über ganz Europa bis zum 30. Längengrad.

Bei der Zusammenfassung des Materials zu größeren Gruppen bildeten die verschiedenen Fellmerkmale wie Fußfärbung, Schwanzfärbung, Verteilung der Agutihaare im Rückenfell, Grenzsaum, Ausdehnung der Weißzone, Krallenfärbung die Zuweisungskriterien. Für alle Fellmerkmale wurden Klassen definiert (Wiltafsky 1973), denen die einzelnen Bälge zugeordnet wurden. Damit war es möglich, für jede Stichprobe die Häufigkeitsverteilungen für die verschiedenen Fellmerkmale zu ermitteln. Bei der Zusammenfassung des Materials wurden zunächst für vorhandene Serien die Häufigkeitsverteilungen für die Fellmerkmale ermittelt und kartiert. Anschließend wurden die Fellmerkmale von Einzelfunden aus der Nachbarschaft von einer Serie daraufhin überprüft, ob sie den für diese Serie ermittelten Häufigkeitsverteilungen entsprachen. Traf dies zu, so wurden die Einzelfunde der Serie hinzugefügt. War das Material der benachbarten Fundorte untereinander ähnlich, im Vergleich mit der Serie jedoch unterschiedlich, so wurde es zu einer neuen Gruppe vereint, die von der Serie getrennt blieb.

Für die so entstandenen 86 Gruppen wurden die Mittelwerte berechnet und kartiert. Die Wiedergabe des Ergebnisses für die Sättigungswerte erübrigt sich, da es demjenigen der Helligkeitswerte entspricht (Wiltafsky 1973). Die Korrelationsrechnung ergibt für die Beziehung zwischen Helligkeits- und Sättigungswerten einen sehr gut gesicherten Korrelationskoeffizienten ($r = 0{,}687$, $P < 0{,}001$).

Voraussetzung für die Untersuchung eines bestimmten Farbtyps auf regionale Unterschiede in der Farbausprägung ist eine einwandfreie Klassifizierung der Exemplare nach Farbtypen. Um dies zu erreichen, wurden die Schwanzhaare im gleichen Meßpunkt, in dem auch die Farbwerte ermittelt wurden (Schwanzmitte, Oberseite), mit Hilfe eines Binokulares

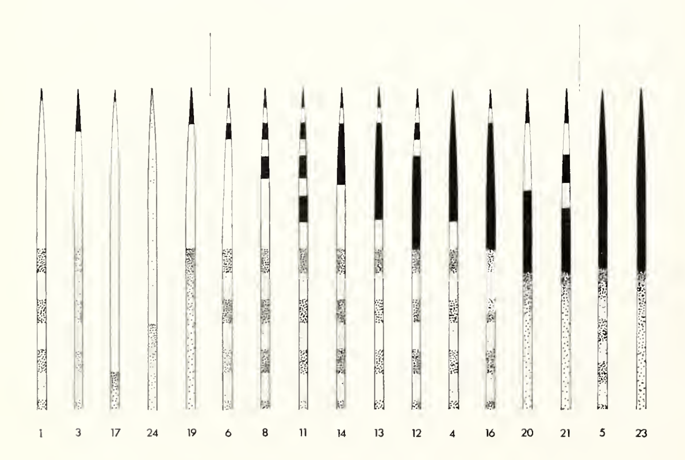



*Abb. 1.* Schemata zur Klassifizierung der Schwanzhaartypen (nach Lühring). Schwarz pigmentierte Haarabschnitte sind schwarz, gelb pigmentierte sind weiß dargestellt. Die basalen Haarabschnitte, in denen stark pigmentierte Zonen mit schwach pigmentierten wechseln, führen kaum gelbes Pigment und wirken grau

durchgemustert und klassifiziert. Die Klassifizierung erfolgte durch den Vergleich mit Schemazeichnungen, die unter den von LÜHRING (1928) aufgeführten Schwanzhaartypen ausgewählt wurden (Abb. 1).

Schwänze, in denen ausschließlich Haare des Typs 1, 3, 17, 24 oder 19 auftreten, sehen rot aus und werden als „rote Schwänze" bezeichnet. Dabei ist es gleichgültig, ob ausschließlich Haare des Typs 1 auftreten oder ob Haare des Typs 1 nur vorherrschen und die Haartypen 3, 17, 24, 19 mit unterschiedlichen Häufigkeiten auch noch im selben Schwanz festzustellen sind. Der rote Eindruck bleibt ungestört.

Schwänze, die ausschließlich von Haaren der Typen 5 und (oder) 23 gebildet werden, wirken schwarz und werden als „schwarze Schwänze" bezeichnet.

Treten außer den erwähnten Haartypen noch andere Haare auf (Abb. 1), so ergeben sich „gemischte Schwänze". Der Farbeindruck solcher gemischter Schwänze kann je nach Kombination und Mischungsverhältnis der Haare von Rot bis Schwarz reichen. Herrschen Haare der Typen 6, 8, 11 oder 14 vor, so wirken die Schwänze braun.

Für die Überprüfung auf regionale Unterschiede in der Farbausprägung wurden die für rote Schwänze ermittelten Werte herangezogen. Aus jeder der 86 Gruppen wurden alle nicht rotschwänzigen Exemplare entfernt. Gruppen mit weniger als drei Exemplaren blieben unberücksichtigt. Für die Auswertung verblieben immerhin noch 51 Gruppen, die sich aus 935 Exemplaren zusammensetzten (Tab. 15, WILTAFSKY 1973). Für diese Gruppen wurden die Mittelwerte bestimmt und kartiert.

Die Prüfung auf Korrelation zwischen der Helligkeit und der Sättigung ergab bei diesen Werten keinen gesicherten Korrelationskoeffizienten: $r = 0{,}254$. Die Kartierung der Sättigungswerte zeigte jedoch im Vergleich zu den Helligkeitswerten nur für Skandinavien einen unterschiedlichen Isophänenverlauf (WILTAFSKY 1973). Auf eine Wiedergabe wird deshalb hier verzichtet.

Der Zusammenhang zwischen den Farbwerten und der Jahresmitteltemperatur sowie der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge wurde mit Hilfe der Korrelationsrechnung geprüft. Die hierzu erforderlichen Daten sind der „Klimakunde des Deutschen Reichs, Band II, Tabellen" und dem „Klimadiagramm-Weltatlas" entnommen. Außer den hier erwähnten Klimafaktoren wurden ursprünglich noch weitere berücksichtigt (WILTAFSKY 1973). Zusätzliche Erkenntnisse ließen sich jedoch aus den Ergebnissen nicht gewinnen.

## Ergebnis der Kartierung der Farbwerte

### *1. Bei Berücksichtigung sämtlicher Färbungstypen*

Werden die Mittelwerte für die 86 Gruppen verglichen, so ergeben sich klare Unterschiede: Die Helligkeitswerte schwanken zwischen den Werten 2,4 (Sila-Gebirge/Süditalien) und 7,7 (Pasvig/Nordfinnland)[2]. Die Kartierung der Mittelwerte und die Eintragung der Isophänen führt zu folgendem Ergebnis (Abb. 2):

Die niedrigsten Werte sind in Südnorwegen, den Alpen, in Süditalien und Jugoslawien festzustellen, die höchsten Werte in Finnland und im Tiefland zwischen Weichsel und Njemen. Zwischen den Gebieten mit niedrigen und denjenigen Gebieten mit hohen Werten bestehen Größengradienten. So nimmt die Höhe der Helligkeitswerte von den Alpen zur Ostsee hin und von Südnorwegen nach Finnland stetig zu. Es ist eine von Südwesten nach Nordosten gerichtete Helligkeitsprogression zu beobachten.

Sprunghafte Änderungen in der Höhe der Werte, die sich nicht in das allgemeine Schema einfügen, treten nur in Dänemark (Fünen und Bornholm) und in Niederösterreich auf.

### *2. Bei Berücksichtigung roter Schwänze*

Die Beschränkung auf rein rote Schwänze führt dazu, daß sich die Anzahl der Gruppen auf 51 reduziert. Sie entfallen im wesentlichen auf das Gebiet zwischen Rhein, Weichsel und Alpen (Abb. 3).

[2] Meßgenauigkeit bei Helligkeitswerten: 0,3 (WILTAFSKY 1973).




*Abb. 2.* Variation der Helligkeitswerte bei Berücksichtigung sämtlicher Färbungstypen. Die Höhe der Werte nimmt von SW nach NO zu

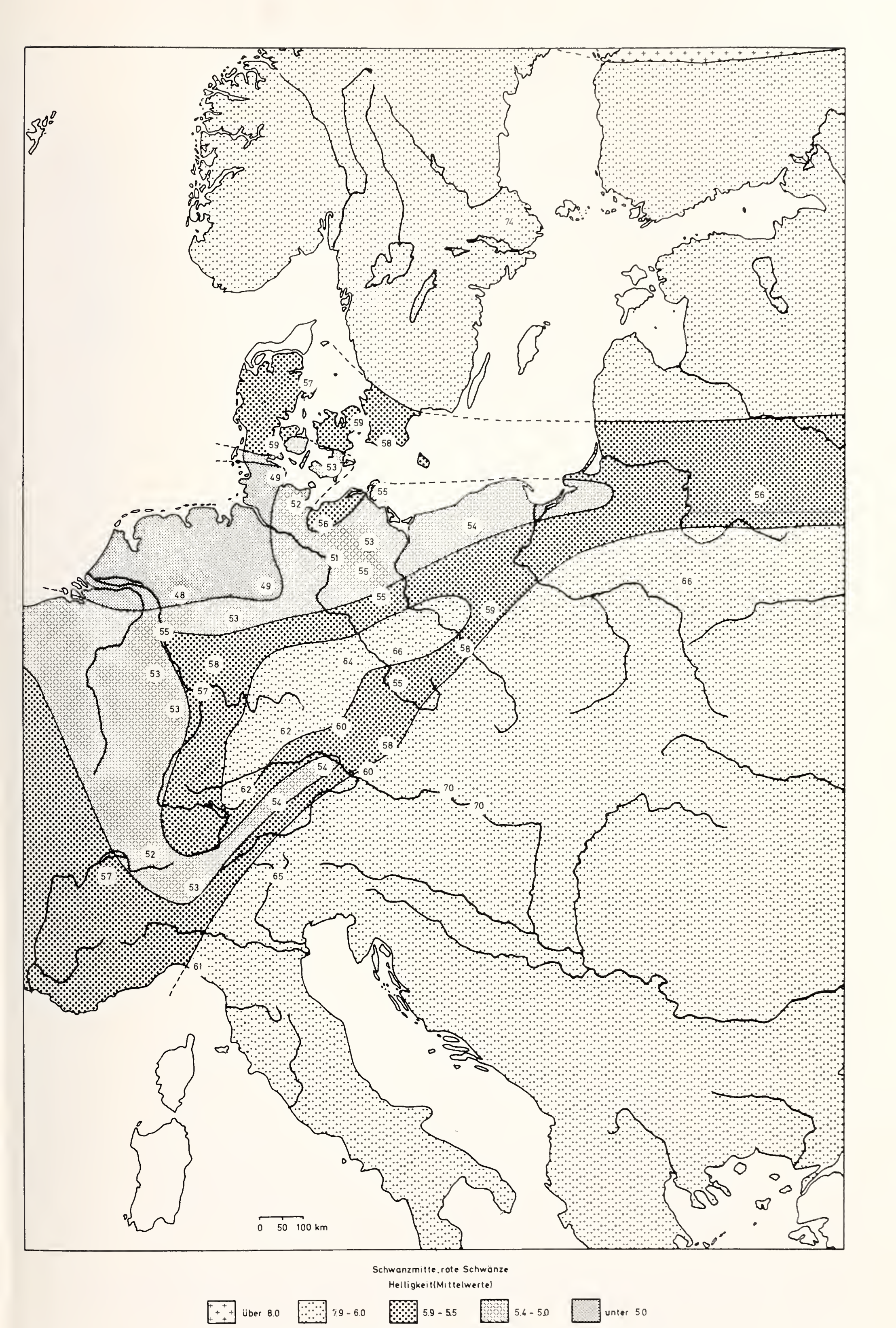



*Abb. 3.* Variation der Helligkeitswerte bei Berücksichtigung roter Schwänze. Die Höhe der Werte nimmt von NW nach SO zu

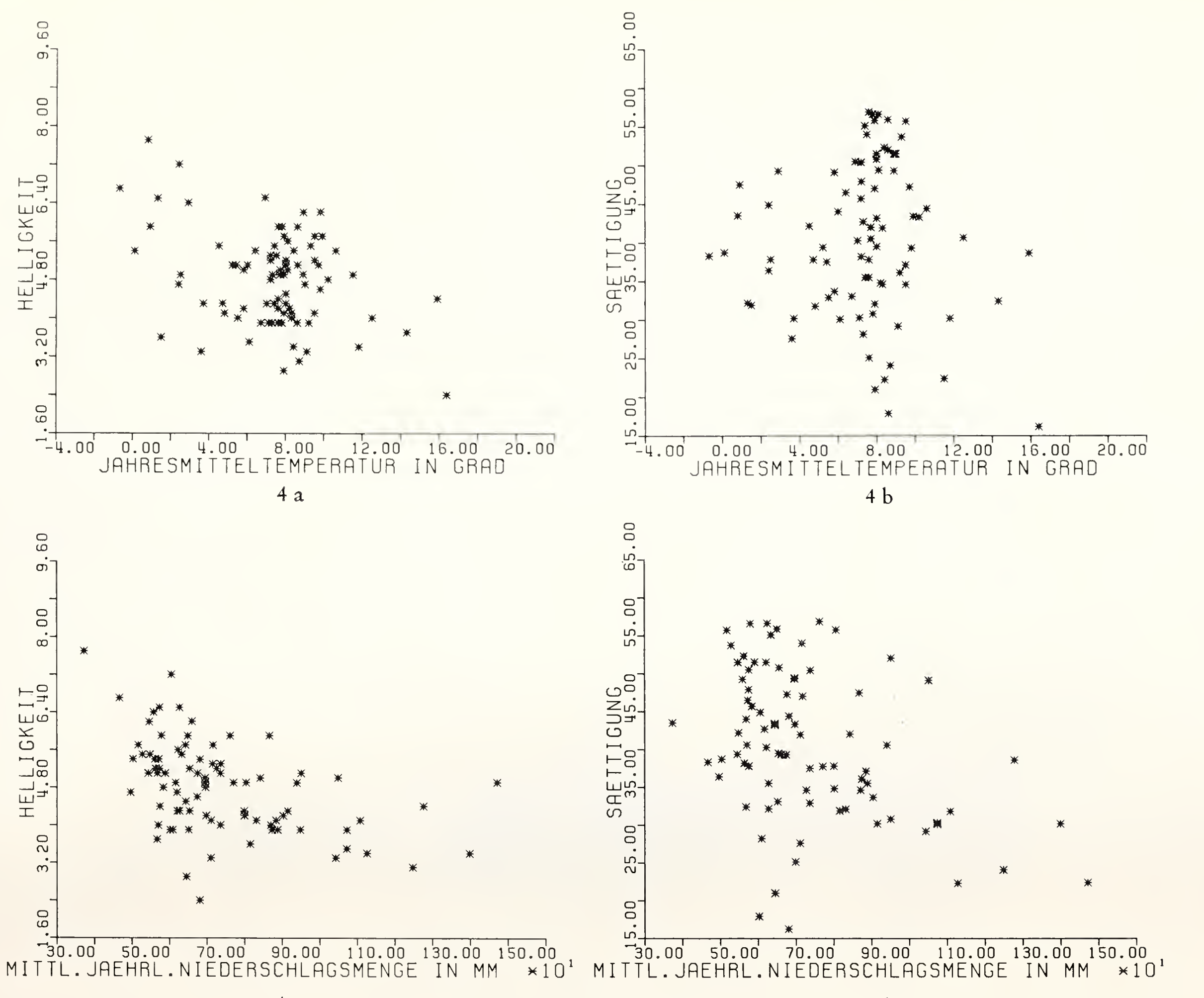



*Abb. 4 a—d.* Beziehungen zwischen den Klimafaktoren und den Farbwerten bei Berücksichtigung sämtlicher Färbungstypen

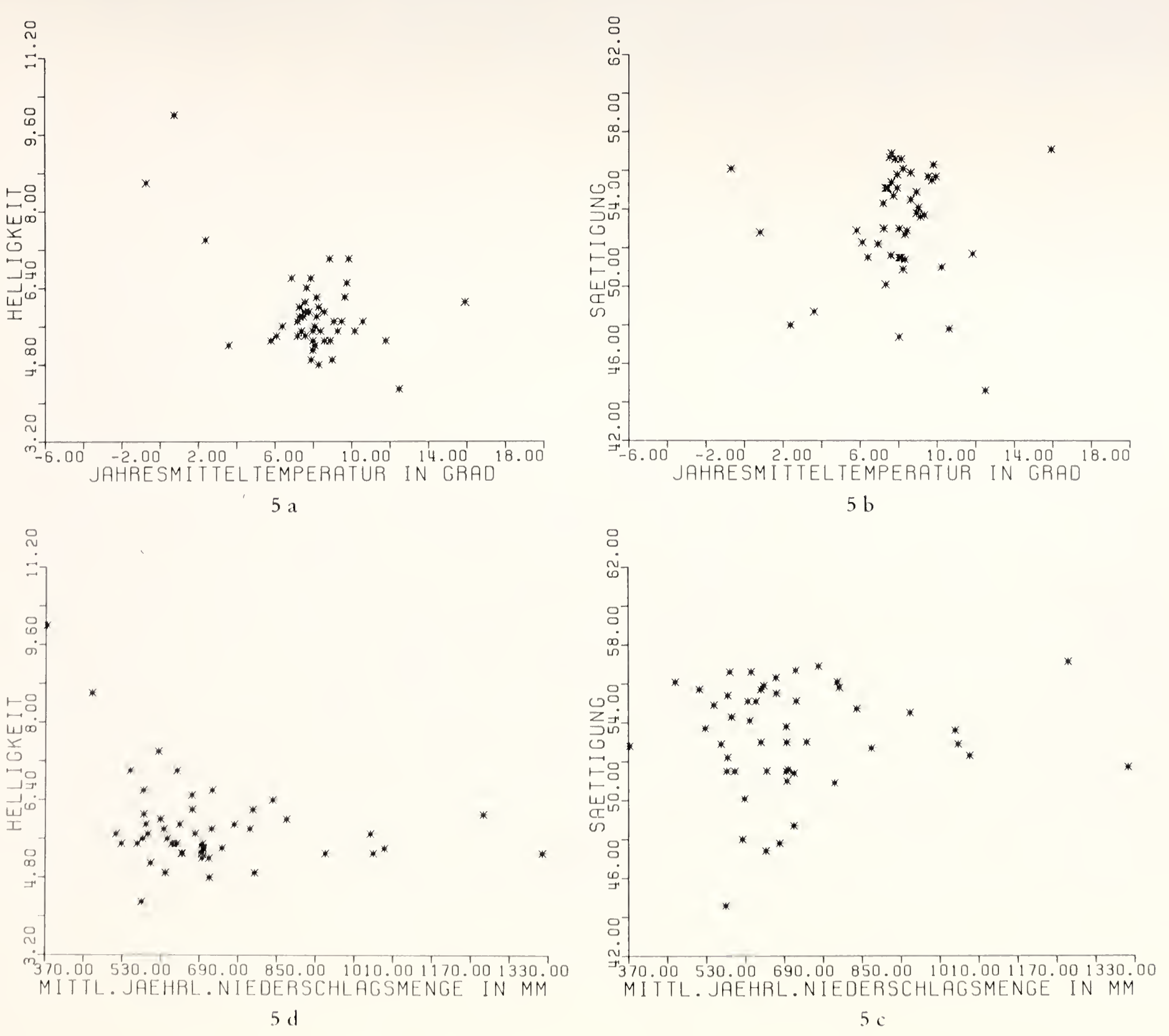



*Abb. 5 a—d.* Beziehungen zwischen den Klimafaktoren und den Farbwerten bei Berücksichtigung roter Schwänze

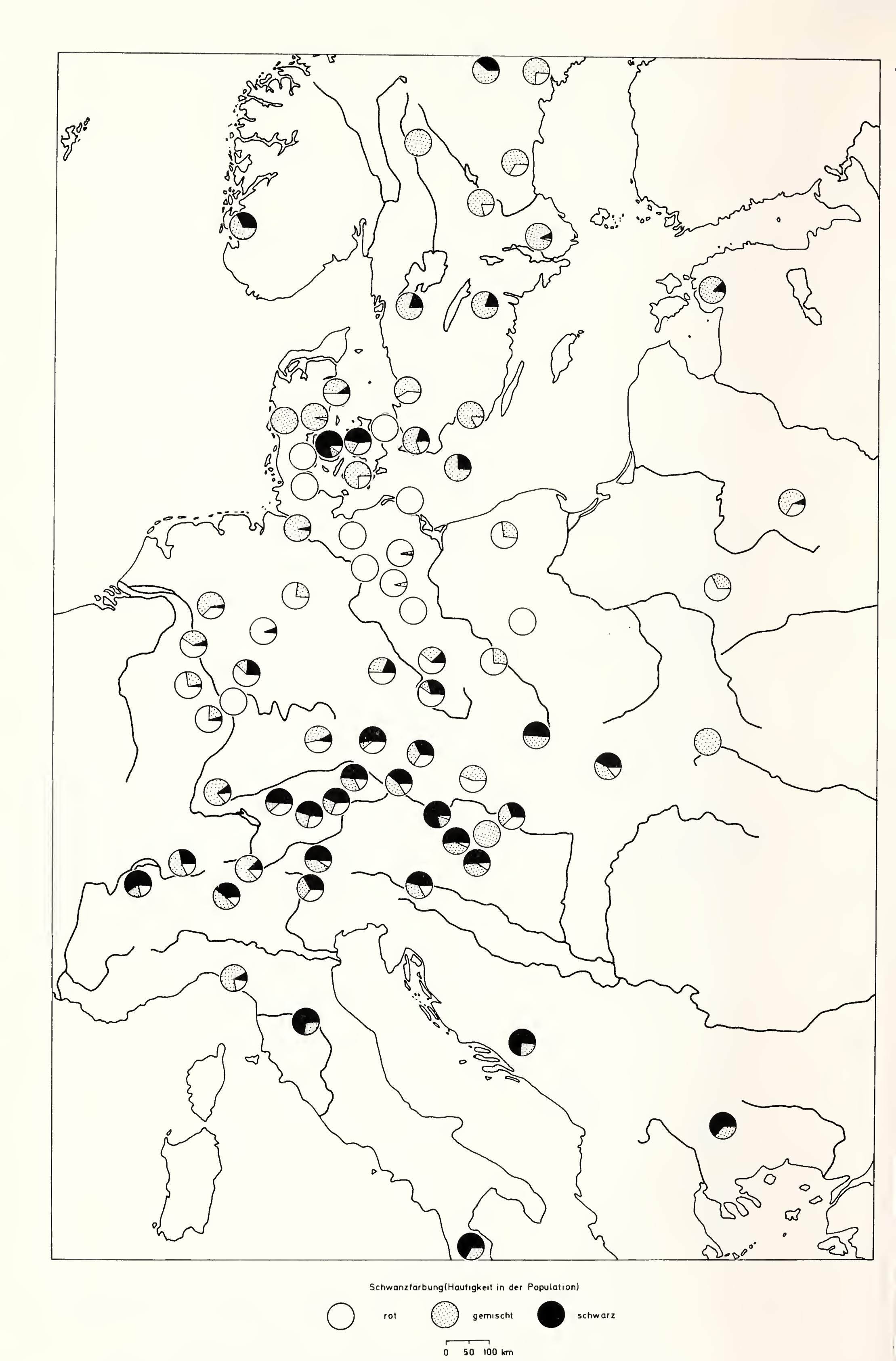



*Abb. 6.* Häufigkeit des roten, gemischten und schwarzen Schwanztyps in den geprüften Gruppen

Wie der Vergleich zwischen den Mittelwerten zeigt, bestehen trotz der Einschränkung auf einen einzigen Farbtyp noch beachtliche Helligkeitsunterschiede. Der niedrigste Wert ergibt sich mit 4,8 für das Material aus der Münsterländischen Bucht, den höchsten Wert mit 10,0 weisen Eichhörnchen aus Nordfinnland (Pasvig/Svansvik) auf. Recht hohe Werte ergeben sich außerdem für Niederösterreich (7,0), Bialowies (6,6), Südtirol (6,5) und Genua (6,1).

Wie aus dem Verlauf der Isophänen hervorgeht, nehmen die Werte von der Nordseeküste aus zu den Alpen und zur Weichsel hin zu. Es ist eine von Nordwesten nach Südosten bzw. Osten gerichtete Größenzunahme in den Helligkeitswerten zu beobachten.

## Ergebnis der Korrelationsrechnung

Die Prüfung der Zusammenhänge zwischen den Farbwerten und den Klimafaktoren ergibt z. T. sehr gut gesicherte Korrelationskoeffizienten (s. Tab.). Die entsprechenden Streuungsdiagramme zeigen jedoch, daß keine strenge Abhängigkeit der Farbwerte von den Klimafaktoren vorliegt (Abb. 4 und 5).

**Korrelations- und Determinationskoeffizienten**

| Schwanztyp | Helligkeit | | | Sättigung | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | n | r | $r^2 \times 100$ | r | $r^2 \times 100$ | |
| alle | 86 | — 0,384*** | 16 | — 0,056 | | Jahresmitteltemperatur |
| rot | 51 | — 0,543*** | 25 | 0,053 | | |
| alle | 86 | — 0,475*** | 25 | — 0,406*** | 16 | durchschnittliche jährl. Niederschlagsmenge |
| rot | 51 | — 0,308* | 9 | 0,065 | | |

* $P > 0,05$; *** $P < 0,001$.

Zur Beschreibung der Stärke der Zusammenhänge zwischen den untersuchten Größen wird der Determinationskoeffizient ($r^2$) benutzt. Der Determinationskoeffizient ist das Quadrat des Korrelationskoeffizienten. Mit 100 multipliziert ($r^2 \times 100$) drückt er aus, wieviel Prozent von der Veränderung der Variablen a durch die Veränderung der Variablen b erklärbar sind. Die Variabilität der 86 Mittelwerte, bei deren Errechnung alle Schwanztypen berücksichtigt wurden, läßt sich somit folgendermaßen erklären:

16 % von der Variabilität der Helligkeitswerte ist durch die Variabilität der Jahresmitteltemperatur bedingt, 25 % der Variabilität der Helligkeitswerte lassen sich auf die Variabilität der Niederschlagswerte zurückführen.

Die Sättigung weist lediglich einen Zusammenhang mit der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge auf. In diesem Fall können 16 % von der Variabilität der Sättigungswerte durch die Variabiliät der Niederschlagswerte erklärt werden. Der Zusammenhang zwischen Farbwerten und Klimafaktoren ist damit recht gering.

Die Variabilität der 51 Mittelwerte, zu deren Errechnung nur Meßwerte von roten Schwänzen herangezogen wurden, ist ebenfalls nur zum geringen Teil durch die Variabilität der Klimafaktoren bedingt. So ist die Variabilität der Helligkeitswerte zu 25 % durch die Variabilität der Jahresmitteltemperatur erklärbar. 9 % von der Variabilität der Helligkeitswerte sind durch die Variabilität der Niederschlagswerte verursacht.

## Diskussion

Wie die Kartierungsergebnisse für die Helligkeitswerte zeigen, ergeben sich je nach der Materialauswahl unterschiedlich gerichtete Gradienten:

Werden alle in der Population auftretenden Schwanztypen zur Mittelwertbestimmung herangezogen, so ergibt sich ein von Südwesten nach Nordosten gerichteter Gradient. Werden dagegen nur rote Schwänze berücksichtigt, so verläuft die Helligkeitsprogression von Nordwesten nach Südosten bzw. von Westen nach Osten. Es fragt sich, wie diese Feststellungen zu interpretieren sind.

Die Berücksichtigung sämtlicher Schwanztypen bei der Bestimmung des Mittelwertes für eine Population muß sich zwangsläufig auf die Höhe des Mittelwertes auswirken. Treten in der betreffenden Population dunkle Schwänze häufig auf, so wird sich ein niedriger Mittelwert ergeben. Sind dagegen dunkle Schwänze selten, so müssen höhere Werte auftreten.

Längs des von Südwesten nach Nordosten gerichteten Helligkeitsgradienten variiert demnach nicht die Helligkeit eines bestimmten Schwanztyps, sondern die zahlenmäßige Häufigkeit, mit der die dunklen Schwanztypen in den verschiedenen Populationen vertreten sind (Abb. 2). Über die prozentuale Häufigkeit, mit der Tiere mit schwarzen Schwänzen in den geprüften Gruppen auftreten, gibt Abb. 6 Auskunft.

Das vorliegende Ergebnis stimmt mit den Feststellungen von Lühring (1928) und Zawidzka (1958) überein, wonach die dunklen Farbtypen in den niederschlagsreicheren Gebirgen auftreten, in den niederschlagsärmeren Ebenen jedoch fehlen. Wie gering aber allem Anschein nach die Abhängigkeit von den Klimafaktoren ist, geht aus den errechneten Determinationskoeffizienten hervor.

Von Amtmann (1965) liegt ein ganz entsprechendes Ergebnis vor. Er hat bei afrikanischen Riesenhörnchen *(Protoxerus stangeri)* den Zusammenhang zwischen dem Auftreten schwarzer Haare im Rückenfell und der Jahresmitteltemperatur sowie der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge untersucht und erhält dabei Werte, die den hier ermittelten gut entsprechen.

Werden bei der Berechnung der Mittelwerte ausschließlich die Meßwerte von roten Schwänzen berücksichtigt, so ergibt sich ein Gradient, der von Nordwesten nach Südosten gerichtet ist. Längs dieses Gradienten variiert die Helligkeit: Von der Küste zum Gebirge hin nimmt die Helligkeit der Rotfärbung zu.

Lubnow (1966) findet bei den afrikanischen Hörnchen *Funisciurus* und *Heliosciurus* entsprechende Verhältnisse. Er vergleicht je ein im Gebirge gefangenes Exemplar mit einem aus der Ebene stammendem. Lubnow kommt zu dem Ergebnis, daß die zwischen Gebirgs- und Tieflandformen auftretenden Farbunterschiede durch Unterschiede in der Färbungsintensität bedingt sind, die das gelbrote Pigment betreffen.

Wie aus dem Determinationskoeffizienten hervorgeht, hat die Jahresmitteltemperatur einen Einfluß auf die Helligkeit: 25 % der Variabilität der Helligkeitswerte sind durch die Variabilität der Jahresmitteltemperatur bedingt. Die Abhängigkeit von der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge ist geringer. Lediglich 9 % von der Variabilität der Helligkeitswerte sind durch die Variabilität der Niederschlagswerte erklärbar. Diese Abhängigkeit ist so gering, daß die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge kaum einen direkten Einfluß auf die Farbausprägung haben dürfte.

Die Ergebnisse entsprechen damit nicht vollständig der Glogerschen Regel, wonach Rassen warmer und feuchter Gebiete stärker pigmentiert sind als solche kühler und trockener Gebiete, stehen aber auch nicht in ausgesprochenem Gegensatz zu ihr. Die Ursache ist darin zu sehen, daß in Mitteleuropa die Gradienten für die Jahresmitteltemperatur und die durchschnittliche jährliche Niederschlagsmenge nicht parallel

verlaufen, wie es im Sinne der GLOGERschen Regel der Fall sein müßte, sondern sich schneiden. Leider konnte kein Material aus Ungarn bearbeitet werden. Die Berücksichtigung von Material aus einem ausgesprochen trockenen Gebiet hätte vermutlich genügt, um die Frage nach der Abhängigkeit von den Niederschlagsverhältnissen eindeutig zu beantworten.

Vielleicht sind aber auch noch ganz andere Ursachen für das Zustandekommen dieses Helligkeitsgradienten entscheidend. Nach LÜHRING (1928) tritt das gelbe Pigment bei *Sciurus vulgaris* in zwei Nuancen auf, nämlich in Hellgelb und Rötlich. Nach meinen Beobachtungen scheint die rötliche Nuance weitaus häufiger als die gelbe zu sein. Außerdem ist der Anteil gelber Exemplare in den Populationen unterschiedlich. Bei der Bearbeitung des Materials entstand der Eindruck, daß gelbe Exemplare gerade in solchen Populationen auftreten, in denen auch schwarze Tiere vorkommen. Die Variation innerhalb der Helligkeitswerte ist in solchen Populationen entsprechend hoch (Dresden: 2,0—8,3; Wien: 3,1—10,2; Tab. 4, WILTAFSKY 1973).

Ob jedoch tatsächlich zwei verschiedene rote Pigmente vorliegen oder ob ein und dasselbe Pigment, infolge eines Genaustauschs zwischen schwarzen und roten Eichhörnchen, nur in unterschiedlicher Weise im Haar abgelagert wird, läßt sich ohne Pigmentanalysen und entsprechende Kreuzungsversuche nicht entscheiden. Den bisher vorliegenden Züchtungsergebnissen (WILTAFSKY 1973) ist nur zu entnehmen, daß sowohl bei roten als auch bei schwarzen Eichhörnchen die Ausbildung der Schwanzfärbung von mehreren Genen gesteuert wird.

## Zusammenfassung

Die Art *Sciurus vulgaris* ist polymorph, die Fellfärbung variiert von Rot bis Schwarz.

Anhand von 2362 Exemplaren, die aus Europa westlich des 30. Längengrades stammen, wurden die regionalen Unterschiede in der Schwanzfärbung untersucht und die Korrelation zwischen Farbwerten und Klimafaktoren geprüft.

Die Farbe der Schwänze wurde mittels eines elektrischen Remissionsphotometers (Elrepho-Gerät) bestimmt und durch den Helligkeits- und Sättigungswert beschrieben. Die für die verschiedenen Exemplare ermittelten Werte wurden zu 86 Gruppen zusammengefaßt. Für jede Gruppe wurde der Mittelwert bestimmt. Die Kartierung der Mittelwerte zeigt, daß die Helligkeitswerte klinal variieren: Werden die Werte von allen Farbtypen berücksichtigt, so ergibt sich ein Gradient, der von Südwest nach Nordost verläuft. Die niedrigsten Mittelwerte treten in den Alpen, in Süditalien und in Jugoslawien auf, die höchsten in Osteuropa und Nordskandinavien. Die Varianz der Helligkeitswerte ist bedingt durch unterschiedliche Häufigkeiten von Eichhörnchen mit dunklen Schwänzen.

Werden nur die Werte von rotschwänzigen Tieren berücksichtigt, so ergibt sich ein Gradient, der von Nordwesten nach Südosten verläuft. Die niedrigsten Werte treten an der Nordseeküste auf, die höchsten in den Alpen. Die Varianz ist durch Unterschiede bedingt, die die Helligkeit betreffen.

Die Abhängigkeit der Helligkeit und Sättigung von der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagsmenge und der Jahresmitteltemperatur ist gering. Im günstigsten Fall können 25 % von der Varianz der Helligkeitswerte durch die Klimafaktoren erklärt werden.

## Summary

*Regional differences in the colour of tails of Sciurus vulgaris L., 1758*

The species *Sciurus vulgaris* is polymorphic, the colour of coat varies from red to black.

Based on 2362 species, collected in Europe, west of the 30. degree of longitude, regional differences in tail colour were studied, and the correlation between colour and climate was proved.

The colour of the tails was measured by an electric remission photometer (Elrepho-Gerät) and was described by the value of brightness (Helligkeit) and the value of saturation (Sättigung). The values of the different individuals were summarized to 86 samples. For each sample the mean was calculated.

Mapping of means shows a clinal variation of the values of brightness: If the values of all typs of colour are taken into consideration, a gradient gets evident which runs from SW to NE. The lowest means are found in the Alpes, in the south of Italy, in Jugoslavia, the highest in the east of Europe and in the north of Skandinavia. The variance is caused by different frequencies of dark-tailed individuals.

If we take into consideration only the values of red-tailed individuals, the gradient runs from NW to SE. The lowest means are found near the coast of the Atlantik, the highest in the Alpes. The variance is caused by differences concerning the brightness. The dependence of brightness and saturation from annual percipitation and annual temperature seems to be small. At the best only 25 % of the variance of brightness are explained by the conditions of climate.

## Literatur

AMTMANN, E. (1965): Zur geographischen Farbvariation des afrikanischen Riesenhörnchens *Protoxerus stangeri* (Waterhouse, 1842). Eine quantitative Untersuchung zur GLOGERschen Regel. Z. Morph. Ökol. Tiere **55**, 515—529.

CAVAZZA, F. (1913): Studio intorno alla variabilita dello *Sciurus vulgaris* in Italia. Atti R. Accad. Lincei — Classe Sc. Fis. e Nat. Sez. 5, IX, 504—593.

FLIK, B. J. (1964): Verslag van de werkzaamheden verricht op het zoologisch museum tydens een onderzoek over de systematische plaats van de nederlandse eekhorn (*Sciurus vulgaris* L.). Nicht veröffentlichte Examensarbeit.

KNIPRATH, E. (1967): Untersuchungen zur Variation der Rückenfärbung der beiden Meisen *Parus montanus* und *Parus palustris*. J. Ornithologie **108**, 1—46.

LUBNOW, E (1966): Farbuntersuchungen an Eichhörnchen aus verschiedenen Höhenlagen des Kamerungebirges. Bonner zool. Beiträge **17**, 45—52.

LUBNOW, E.; NIETHAMMER, G. (1964): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Zool. Anz. **27**, Supplementband, 646—663.

LÜHRING, R. (1928): Das Haarkleid von *Sciurus vulgaris* L. und die Verteilung seiner Farbvarianten in Deutschland. Z. Morph. Ökol. Tiere **11**, 667—761.

MARKOV, G. (1961): Zur Variabilität der Färbung des Eichhörnchens in Bulgarien. Z. Säugetierkunde **26**, 59—60.

SIDOROWICZ, J. (1971): Problems of Subspecific Taxonomy of Squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. Zool. Anz. **187**, 123—142.

VALVERDE, J. A. (1967): Notas sobre vertebrados. III. Nueva ardilla del S. E. espanol y consideraciones sobre las subspecies peninsulares Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol.) **65**, 225—248.

VOIPIO, P. (1957): Über die Polymorphie von *Sciurus vulgaris* L. in Finnland. Ann. Zool. Soc. Vanamo **18**, 1—24.

WILTAFSKY, H. (1973): Die geographische Variation morphologischer Merkmale bei *Sciurus vulgaris* L., 1758. Diss. Köln.

ZAWIDZKA, E. (1958): Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. Acta Theriol. **2**, 159—174.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. HERBERT WILTAFSKY, Zoologisches Institut der Universität Köln, Weyertal 119, D 5000 Köln 41

# Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus* in der Grassteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien)

Von J. P. Müller

*Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich*
*Direktor: Prof. Dr. H. Burla*

*Eingang des Ms. 21. 4. 1976*

## Einleitung

Aus den Untersuchungen von Brambell et al. (1941), Chapman et al. (1959), Southern et al. (1963), Dieterlen (1967 a), Rahm (1970) sowie Delany (1964 a, 1972) geht hervor, daß bei den meisten Kleinsäugern im tropischen Afrika eine Beziehung zwischen Niederschlag und Fortpflanzungsaktivität besteht. Die maximale Fortpflanzungsaktivität fällt meist mit dem Ende der Regenzeit zusammen. Die Kleinsäuger der afrikanischen Gebirge sind bisher vor allem faunistisch bearbeitet worden. Eisentraut (1957), Misonne (1963) und Coe (1967) beschrieben die Faunen des Kamerungebirges, des Ruwenzori und des Mount Kenia.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit besteht darin, die Jahresperiodik der Fortpflanzung von *Arvicanthis abyssinicus* in der auf 3700 m ü. M. gelegenen Gebirgssteppe des Semien Mountains National Park zu erfassen. Zusätzlich werden die Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsperiodik und weiteren Populationsmerkmalen wie Mortalität, Natalität, Generationenfolge, Dichte und Biomasse untersucht. *Arvicanthis abyssinicus* ist die häufigste Nagerart in der Grassteppe des Semien Mountains National Park. Zum Vergleich werden Angaben über die Fortpflanzungsperiodik von *Stenocephalemys griseicauda* Petter, *Lophuromys flavopunctatus* Thomas und *Otomys typus* Heuglin angeführt.

Die Studie erfolgte im Rahmen der von der Stiftung PRO SEMIEN, Zürich, angeregten ökologischen Untersuchungen, welche die Grundlage für gezielte Maßnahmen zur Erhaltung der durch Übernutzung gefährdeten afroalpinen Landschaft Semiens bilden (Nievergelt 1969; Müller 1974).

## Geographische Lage und Klima Semiens

Das Semien-Massiv liegt am Nordrand des äthiopischen Hochlandes (Abb. 1). Die geographische Lage ist durch 12° 45′ — 13° 45′ nördlicher Breite und 38° — 38° 40′ östlicher Länge von Greenwich gegeben (Werdecker 1958). Der zentrale Gebirgsstock Semiens liegt zumeist deutlich über 3000 m ü. M. und umfaßt etwa 1500 km². Im Norden bricht das Semiengebirge unvermittelt zu einem 1500 m tiefer gelegenen Vorland ab.

Eine erste Zusammenstellung der Messungen von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Niederschlag an der Station Geech Camp (3610 m ü. M.) findet sich in Klötzli (1975). Die täglichen Temperaturschwankungen übertreffen die Amplituden der Monatsmittel. In der Trockenzeit sinkt die Temperatur während der Nacht oft unter den Gefrierpunkt. Während der Regenzeit von Juni bis September liegen die nächtlichen Tiefstwerte etwas höher. Da die Tagesmaxima unter denen der Trockenzeit von etwa

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 145—172

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

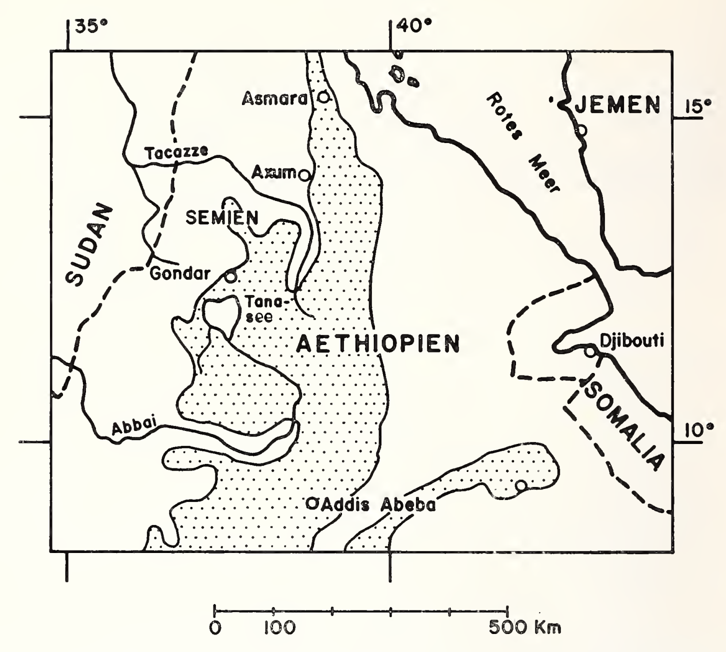



*Abb. 1.* Die geographische Lage der Semien Mountains. Punktiert: Land über 2000 müM

18 °C liegen, sind die täglichen Schwankungen während der Regenzeit geringer. Im Jahre 1972 fielen insgesamt 1200 mm Niederschlag meist als Regen, gelegentlich als Riesel oder Hagel, aber nie als Schnee. 75 % der Jahresniederschläge fielen in der von Juni bis September dauernden Regenzeit. Praktisch kein Niederschlag wurde von Januar bis März registriert.

## Die Untersuchungsfläche: Lage und Vegetation

Als Untersuchungsfläche in der Gebirgssteppe wurde eine durchschnittlich 3720 m ü. M. gelegene Hochfläche von ca. 1 km² ausgewählt (Abb. 2). Die relativ ebene Untersuchungsfläche kann von einem Punkt aus in ihrer ganzen Ausdehnung überblickt werden. Die Gesteinsunterlage besteht aus verwittertem Basalt. Die Bodentiefe liegt zwischen 25 und 60 cm. Der kleine Bach, der die Untersuchungsfläche durchfließt, führt während der trockensten Monate kein Wasser.

Nach Klötzli (1975) bedecken die *Danthonia-Festuca*-Kurzgrassteppe und die *Danthonia/Festuca*-Hochgrassteppe weite Teile der Untersuchungsfläche. Die erstere charakterisiert trockenere Standorte. Typisch für die feuchtere Hochgrassteppe ist *Festuca macrophylla,* die 60—80 cm hoch wird. Die feuchtesten Stellen werden von *Carex*-Beständen eingenommen. Fleckenweise ist die Vegetationsdecke durch die Aktivität der Nager zerstört. Auf allen feuchten Standorten gedeihen bis zu 8 m hohe Lobelien (*Rhynchopetalum montanum*), welche den im Vergleich zu kontinentalen Steppen fremdartigen Aspekt prägen (Abb. 3). Auf der Untersuchungsfläche wachsen einige Einzelbäume von *Erica arborea* und *Hypericum revolutum.* Die aktuelle Waldgrenze liegt etwa bei 3600 m ü. M. (Näheres in Klötzli 1975).

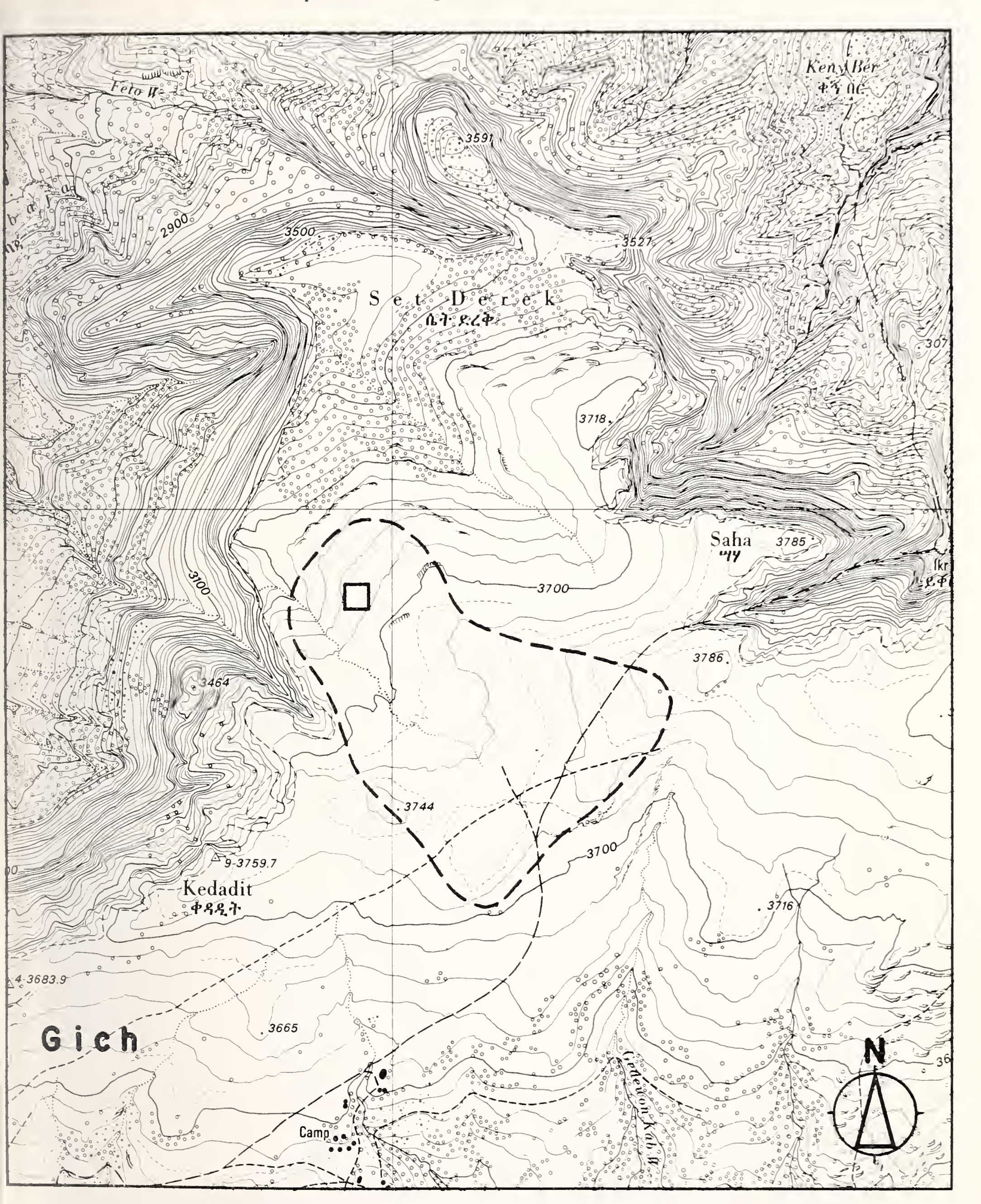



*Abb.* 2. Ausschnitt aus der Karte „Semen Mountains National Park" (Maßstab 1:25 00) 1975, hrsg. vom Geographischen Institut der Universität Bern (Prof. B. Messerli, P. Stähli, M. Zurbuchen). Auf dem Plateau im Zentrum die Untersuchungsfläche (Grenzen — — —), darin das Markierungsfangfeld (□). Nördlich des Plateaus der Steilabfall (Escarpment)



*Abb. 3.* Die Gebirgssteppe im Bereich der Untersuchungsfläche. Links eine Baumerika, in der Bildmitte eine blühende Lobelie, rechts junge Lobelien

## Die Kleinsäugerfauna

### Fangmethoden

Zur Untersuchung der Kleinsäuger der Grassteppe wandte ich die Ausfangmethode und die Markierungsfangmethode an. Die Ausfangmethode lieferte Daten über den Reproduktionszyklus sowie Material für taxonomische und faunistische Untersuchungen. Jeden Monat führte ich auf der Untersuchungsfläche eine Fangaktion mit Drahtgitterklappfallen durch. Ich achtete darauf, daß die Fangplätze nicht in der Umgebung des Markierungsfangfeldes lagen. Die bei den Kontrollen am Morgen und Abend gefangenen Tiere wurden getötet, ausgemessen und in Alkohol konserviert. Das Material ist im Zoologischen Museum der Universität Zürich deponiert.

Der Markierungsfang auf einer ausgewählten Fläche von 10 Ar (Abb. 2) diente dazu, eine einzelne Population über eine längere Zeitspanne zu verfolgen, ohne deren Zusammensetzung durch Wegfänge zu stören. Diese Methode lieferte mir Angaben über die Individualentwicklung, die Alterszusammensetzung und Generationenfolge, die Veränderungen der Dichte und Biomasse, die Aktionsraumgröße, die Verteilung der Tiere und die Tagesaktivität.

Die Markierungsfangaktionen dauerten von Februar 1972 bis April 1973. Auf dem quadratischen Markierungsfangfeld stellte ich 100 Drahtgitterklappfallen in 10 Reihen auf. Ich wählte ein dichtes Fallennetz mit einem Fallenabstand von 3 Metern, weil zahlreiche Wechsel, Baue und Einschlupflöcher eine individuenstarke Population vermuten ließen. Bei größerem Fallenabstand hätten unter Umständen nicht für alle Tiere die gleichen Fangchancen bestanden. Nach verschiedenen Autoren werden bei einem kleinen Fallenangebot bevorzugt dominante Tiere gefangen. Ein solcher Effekt würde die Daten über die Zusammensetzung der Population verfälschen. Für Einzelheiten in bezug auf den Fallentyp, den Köder und die Markierung verweise ich auf Müller (1972).

Neben den Fangaktionen in der Grassteppe wurden zu Vergleichszwecken einige Ausfangaktionen im Erikawald und im Bereich der Siedlungen durchgeführt.

### Die Kleinsäuger und ihre Habitate

Die Ergebnisse aller Fangaktionen sind in Tab. 1 zusammengestellt. Sie gibt Auskunft über Anzahl, relative Häufigkeit und artliche Zusammensetzung der mit verschiedenen Methoden in der Grassteppe, im Erikawald und im Bereich der Siedlungen gefangenen Kleinsäuger. Die Fangintensität bei den verschiedenen Fangaktionen gebe ich als Anzahl Falleneinheiten (FE) an. Für die Ausfangaktionen wird ein FE definiert als eine während 24 Stunden gestellte Falle. Beim Markierungsfang wurden die Fallen nur während der Tagesstunden geöffnet. Hier entspricht eine FE einer

*Tabelle 1*

**Ergebnisse der Fangaktionen, aufgegliedert nach Lebensraum, Fangtechnik und Arten**

Es sind nur Nagerarten mit mindestens 5 Nachweisen aufgeführt. Als Maß für die Fangintensität wird die Anzahl Falleneinheiten (FE) angegeben (Definition für FE siehe Text)

| Lebensraum | Fangtechnik | *Arvicanthis abyssinicus* | *Stenocephalemys griseicauda* | *Praomys albipes* | *Lophuromys flavopunctatus* | *Otomys typus* | *Dendromus lovati* | FE |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Grassteppe | Markierungsfang Individuen | 147 | 1 | 0 | 10 | 18 | 0 | 5300 |
| Grassteppe | Ausfang | 295 | 58 | 0 | 22 | 15 | 5 | 4371 |
| Ericawald bes. Bachufer | Ausfang | 0 | 18 | 1 | 14 | 3 | 1 | 280 |
| Siedlungen | Gelegenheitsfänge | 0 | 24 | 32 | 0 | 0 | 0 | indet. |

während 12 Tagesstunden geöffneten Falle. Die Taxonomie und Faunistik der Arten wird in einer gesonderten Arbeit (Claude und Müller, in Vorbereitung) ausführlich behandelt.

*Arvicanthus abyssinicus* wurde in den Hochlagen des Semien Mountains National Park nur in der Grassteppe festgestellt. In tieferen Lagen des Semien-Distrikts zwischen 2600 und 3200 m ü. M. beobachtete ich die tagaktive Art vom Herbst 1972 bis zum Februar 1973 auch an Wegrändern und in Gebüschstreifen im Anbaugebiet. In der Grassteppe des Semien Mountains National Park ist sie ungleichmäßig verteilt. Bei meiner Arbeit als Park-Warden beging ich regelmäßig die gesamte Grassteppe und stellte Baue und Wechsel von Kleinsäugern (mit Ausnahme der stark überweideten Gebiete im Nahbereich der Dörfer) überall fest, beobachtete aber, von wenigen Ausnahmen abgesehen, *Arvicanthis abyssinicus* nur in der Umgebung der Untersuchungsfläche. In der Graslandschaft der Bale Mountains, Südäthiopien, wird die Gattung *Arvicanthis* durch die Art *A. blicki* vertreten (Dorst 1972). Nach Delany (1972) scheint *Arvicanthis* in der Gebirgssteppe der übrigen afrikanischen Gebirge zu fehlen. *Stenocephalemys griseicauda* Petter, 1972 war in der Gebirgssteppe die zweithäufigste Art. Sie und *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 besiedelten dieselben Bau- und Wechselsysteme wie *Arvicanthis abyssinicus.* Beide Arten fing ich auch im lockeren Erikawald. *Otomys typus* Heuglin, 1877 lebt in der Grassteppe und im Erikawald vorwiegend an Standorten mit einer dichten, hohen Pflanzendecke. *Praomys albipes* Rüppell, 1842 stellte ich mit einer Ausnahme nur in Gebäuden fest. Ferner fing ich in der Grassteppe auch *Dendromus lovati* de Winton, 1900, im Erikawald *Dendromus mystacalis* Heuglin, 1863 und in den Gebäuden *Muriculus imberbis* Rüppell, 1845 und *Mus mahomet* Rhoads, 1896.

## Populationsökologie von *Arvicanthis abyssinicus*

### Altersbestimmung und Ontogenese einiger Körpermaße

Nur wenn sich das Alter jedes Individuums zuverlässig bestimmen läßt, können Altersstruktur und Fortpflanzungszyklus einer Population beschrieben werden. Beim Markierungsfang ist das Alter jener Tiere bekannt, die als Jungtiere in den ersten

Tagen nach dem Verlassen des Nestes markiert wurden. Aufgrund der Beobachtungen von Quilici et al. (1969) über die Jugendentwicklung von *Arvicanthis niloticus* nehme ich an, daß solche Jungtiere einen Monat alt waren, wobei mit einem Fehler von bis zu zwei Wochen gerechnet werden muß. Zunächst unbekannt ist das Alter von Tieren, die zuwanderten oder sich während zwei bis drei Monaten dem Fang und der Markierung entzogen. Der Anteil der zweiten Gruppe ist gering, da die Wahrscheinlichkeit, während einer Fangperiode mindestens einmal gefangen zu werden, für markierte Tiere 0,85 betrug. Beim Markierungsfang kommt das Gewicht als Kriterium für die Altersschätzung in Frage.

Angaben über den Zusammenhang zwischen dem Körpergewicht und dem Alter erhielt ich dadurch, daß ich am Ende der Markierungsfangaktion während 6 Tagen die markierten Tiere ausfing und wog. Mit dem Spearman'schen Rangkorrelationstest (Geigy, Tab. 1968, p. 181 ff.) prüfte ich auf Korrelation zwischen Alter und Gewicht. Grundlage dafür waren Ranglisten für die Merkmale Alter und Gewicht für 31 Tiere. Da der berechnete Rangkorrelationskoeffizient $r = 0{,}79$ betrug, ist das Körpergewicht gesichert mit dem Alter korreliert ($p < 0{,}001$).

Um zu prüfen, bis zu welchem Alter das Gewicht als Kriterium für die Altersbestimmung verwendet werden kann, verglich ich die durchschnittlichen Gewichte von 2, 3, 4, 5 und 6 Monate alten Tieren. In Abb. 4 sind die Mittelwerte und deren 95-%-Vertrauensgrenzen zusammengestellt. Die Abb. gibt auch Auskunft über das Wachstum von Kopf und Rumpf, Schwanz und Hinterfuß. Ab dem 2. Lebensmonat wächst der Hinterfuß nicht mehr. Bei 4 Monate alten Tieren ist der Schwanz so lang wie bei adulten. In bezug auf die Kopfrumpflänge sind 5 Monate alte Tiere ausgewachsen. Im gleichen Alter erreichen die Tiere das Adultgewicht. Somit kann das Gewicht nur bis und mit dem 4. Lebensmonat zum Schätzen des Alters verwendet werden.

Um abzuklären, ob die Jungen zu verschiedenen Jahreszeiten gleich schnell wachsen, verglich ich zwei Gruppen von markierten Tieren: eine von März bis Mai 1972

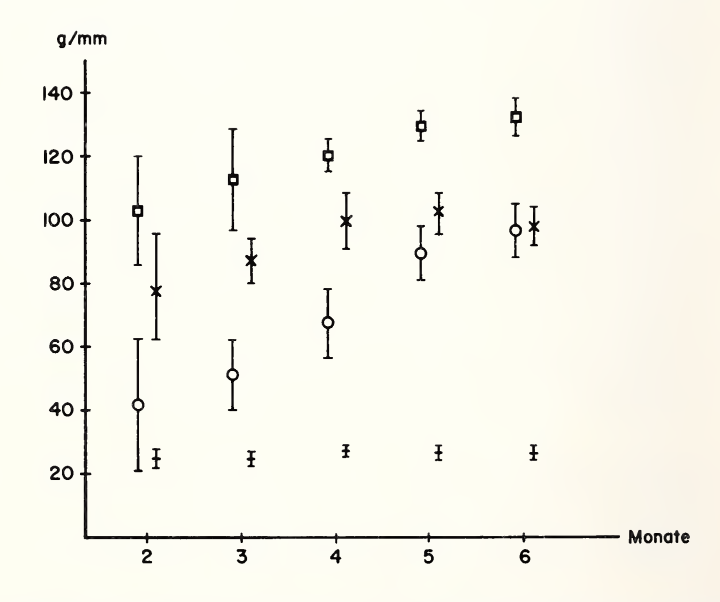



*Abb. 4. Arvicanthis abyssinicus.* Entwicklung der Körpermasse: Gewicht ⊢o⊣; Kopfrumpflänge ⊢□⊣; Schwanzlänge ⊢×⊣; Hinterfußlänge ⊢+⊣. Mittelwerte und 95 %-Vertrauensgrenzen in Gramm resp. Millimeter

geborene und eine im November 1972 geborene. Ich berücksichtigte nur Tiere, die in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Nestes markiert worden waren und später wiederholt gefangen wurden. Die erste Gruppe wuchs zu Beginn und während der Regenzeit, die zweite Gruppe während der Trockenzeit. Bei der ersten betrug die absolute Dichte 70 Tiere pro Hektar, bei der zweiten 200 Tiere pro Hektar. Abb. 5 zeigt wie die beiden Gruppen in den ersten Lebensmonaten gleich schnell zu wachsen scheinen, die Gewichte sich aber vom 3. Monat an zu unterscheiden beginnen, bis im Alter von 4 und 5 Monaten die zweite Gruppe gesichert schwerer ist als die erste. In der Trockenzeit und bei höherer Dichte wuchsen die Tiere rascher als in der Regenzeit und bei geringerer Dichte. Dieser jahreszeitliche Unterschied in der Gewichtsentwicklung muß bei der Altersbestimmung nach dem Gewicht berücksichtigt werden. Für die beiden Jahreszeiten werden getrennte Alters- respektive Gewichtsklassen gebildet. Die Klassengrenze nach oben wie nach unten lege ich als arithmetisches Mittel des Gewichtes der aufeinanderfolgenden Altersstufen fest.

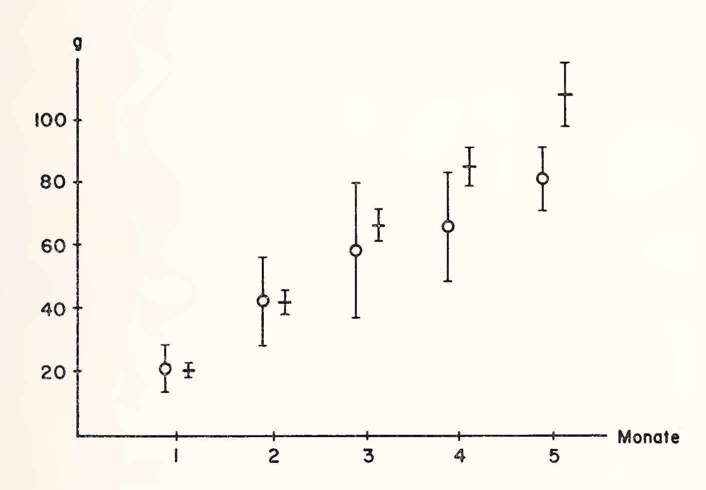



*Abb. 5. Arvicanthis abyssinicus,* Markierungsfangpopulation. Vergleich der Gewichtsentwicklung von Jungtieren zu verschiedenen Jahreszeiten. Mittelwerte und 95 %-Vertrauensgrenzen der Gewichte: März — Mai Kohorte ⊢o⊣ und November Kohorte ⊢+⊣

## Fortpflanzungsperiodik

In den Tropen mit saisonal wechselnden Niederschlagsmengen werden nach den bisherigen Ergebnissen die meisten Jungtiere der Kleinsäuger während der Regenzeit geboren. Bei vielen Arten beobachtet man eine maximale Fortpflanzungsaktivität gegen Ende der Regenzeit (Delany 1972, 1974). Diese Aussage trifft zum Beispiel für die Gattung *Lophuromys* zu. Diese pflanzt sich in Zaire (Dieterlen 1967 b), in Uganda (Delany 1971) und in Malawi (Hanney 1964) während des ganzen Jahres fort, doch werden die meisten Jungtiere in der Periode der größten Niederschläge geboren. Dieterlen (1967 b) stellte in einem Anbaugebiet in Zaire fest, daß sich die Kleinsäugerarten mit unterschiedlicher Periodik fortpflanzten. Wie Dieterlen beobachtete auch Brambell (1941) bei bestimmten Arten eine bedeutende Fortpflanzungsaktivität auch noch zu Beginn der Trockenzeit. Sheppe (1973) hingegen registrierte bei Kleinsäugern in Zambia ein Einsetzen der Fortpflanzungsaktivität

noch vor dem Beginn der Regenzeit. Eine positive Beziehung zwischen Fortpflanzungsaktivität und Niederschlagsperiodik besteht aber bei allen untersuchten Arten trotz der angeführten Unterschiede. Es wurde noch keine Art bekannt, die sich hauptsächlich in der Trockenzeit fortpflanzt.

In den Semien Mountains fallen die Niederschläge saisonal. Es ist also eine ausgeprägte Fortpflanzungsperiodik in Abhängigkeit von den Niederschlagsverhältnissen zu erwarten, wenn nicht wegen der Höhenlage noch andere Faktoren Beginn und Dauer der Fortpflanzungsphase bestimmen.

Als Maß für die Fortpflanzungsaktivität in der Population verwenden HANNEY (1964), DIETERLEN (1967) und RAHM (1970) den Anteil trächtiger Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen. Da bei lebenden Weibchen nicht immer sicher festzustellen ist, ob sie trächtig sind, untersuchte ich nur tote Weibchen aus Ausfangaktionen. Zu den trächtigen zähle ich nur solche Weibchen, deren Uteri makroskopisch erkennbare Embryonen enthalten. Wie SHEPPE (1973) befürchtet, werden bei dieser Einschränkung Embryonen im ersten Drittel der Tragzeit nicht beachtet, daher wird die tatsächliche Fortpflanzungsaktivität systematisch unterschätzt. In Tab. 2 ist der Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf zusammengestellt. Von insgesamt 130 gefangenen Weibchen waren 42 adult. Von diesen waren 7 oder 16 % trächtig. Trächtige Tiere wurden nur während der Trockenzeit festgestellt.

*Tabelle 2*

***Arvicanthis abyssinicus***

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf
Ergebnisse von Ausfangaktionen

| | Jan./Febr. 1972 | März/Apr. | Mai/Juni | Juli/Aug. | Sept./Okt. | Nov./Dez. | Jan./Febr. 1973 | März/Apr. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| total | 2 | 0 | 4 | 7 | 11 | 2 | 2 | 14 |
| trächtig | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 2 |

Nach Ansicht von BRAMBELL (1941), DELANY (1964) und DIETERLEN (1967) ist die Hodengröße als Maß für die Fortpflanzungsaktivität wenig geeignet. In den Tropen können die Testes der Adulten auch während der Fortpflanzungsruhe groß und aktiv bleiben. Jahreszeitliche Unterschiede in der mittleren Hodengröße einer Population wären in erster Linie auf unterschiedliche Anteile von noch nicht geschlechtsreifen Männchen zurückzuführen. Zur Abklärung der Zusammenhänge zwischen Hodengröße, Samenproduktion und Lebensalter wurden Männchen verschiedener Altersstufen untersucht, die anläßlich der Ausfangaktion auf dem Markierungsfangfeld gefangen wurden. Um zu prüfen, ob reife Spermien vorhanden waren, wurden Stückchen aus dem Zentrum des Hodens in physiologische Kochsalzlösung gebracht und unter dem Mikroskop untersucht. Bei 25 von insgesamt 41 Männchen fehlten reife Spermien. Die Hoden dieser Tiere waren weniger als 18 mm lang. Hingegen konnten reife Spermien bei allen Hoden, die 18 mm oder länger waren, nachgewiesen werden.

In Abb. 6 ist für 23 markierte Männchen die Beziehung zwischen Hodenlänge und Alter dargestellt. Alle Männchen im Alter von mehr als 10 Monaten hatten große Hoden mit reifen Spermien. Männchen, die 4 Monate alt oder jünger waren, hatten Hoden von weniger als 10 mm Länge. Unterschiedlich verhielten sich die 5 bis 7 Monate alten Tiere: ihre Hodenlänge variierte zwischen 5 und 21 mm. Alle waren im ersten Drittel der Trockenzeit geboren worden, wurden aber ungleich

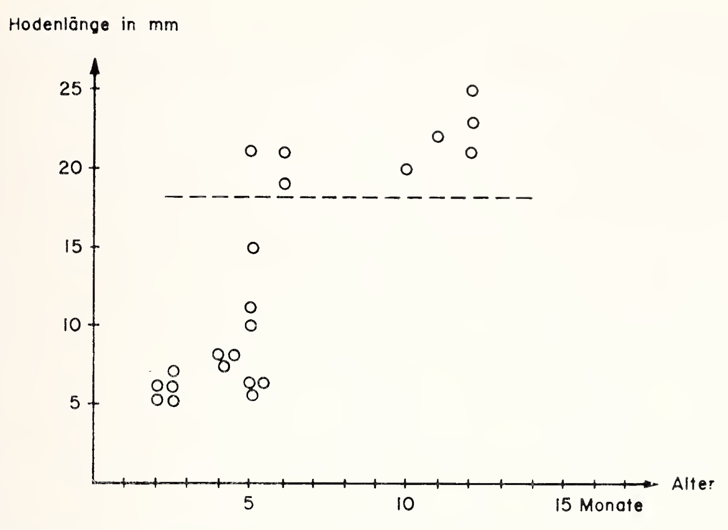



*Abb. 6 Arvicanthis abyssinicus.* Beziehung zwischen Hodenlänge und Alter. Bei allen Hoden von mehr als 18 mm Länge wurden reife Spermien festgestellt

rasch und erst spät geschlechtsreif. Quilici et al. (1969) geben an, daß *Arvicanthis niloticus* unter Laborbedingungen im Alter von 40 bis 50 Tagen fortpflanzungsreif wird.

Die Beobachtungen über Hodengröße, Samenproduktion und Alter bilden die Grundlage zur Interpretation der Veränderung der mittleren Hodengröße im Jahresverlauf (Abb. 7). Zur Berechnung der Durchschnitte wurden nur Tiere berücksichtigt, die älter als 4 Monate waren. Vom Ende der Regenzeit an und durch die ganze Trockenzeit hindurch maß die mittlere Hodenlänge mehr als 18 mm. Die ausgewach-

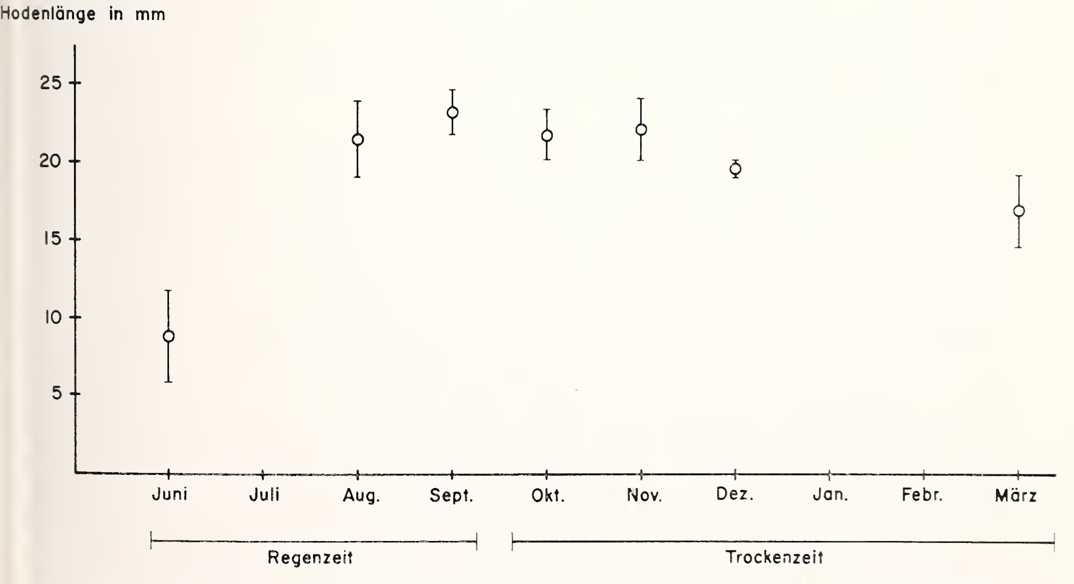



*Abb. 7. Arvicanthis abyssinicus.* Durchschnittliche Hodenlänge adulter Männchen im Jahresverlauf, mit 95 %-Vertrauensgrenzen

senen Männchen waren fortpflanzungsfähig. Im Juni wurde ein Wert von weniger als 10 mm ermittelt. Die in der vorausgegangenen Trockenzeit geborenen Männchen waren ausgewachsen, aber nicht geschlechtsreif. Im März 1973 lagen die Werte unter jenen der vorausgehenden Monate. Viele der 5 und mehr Monate alten Männchen hatten kleine Hoden. Diese Beobachtungen zeigen, daß gegen Ende der Trockenzeit und zu Beginn der Regenzeit nur vereinzelte Männchen fortpflanzungsfähig waren.

Die neumarkierten Tiere wurden aufgrund des Gewichtes drei Gruppen zugewiesen: In die Gruppe „1 Monat alt" wurden weniger als 25 g schwere Tiere eingeteilt, in die Gruppe „2 Monate alt" 25 bis 50 g schwere Tiere. Über 50 g schwere Tiere wurden als „Einwanderer" bezeichnet. Wegen der hohen Wiederfangraten kann angenommen werden, daß sich nur wenige der auf dem Markierungsfeld geborenen Jungtiere länger als 2 Monate dem Fang entziehen. Ältere Neufänglinge sind von außerhalb des Markierungsfeldes zugewandert. Die zahlenmäßige Aufteilung der neumarkierten Tiere auf die drei Gruppen ist in Tab. 3 zusammengestellt. Eine Schätzung der tatsächlichen Anzahl der in einem bestimmten Monat geborenen Tiere läßt sich aus der Anzahl der 1 und 2 Monate alten Tiere ermitteln. Auch diese Angaben finden sich in der Tab. 3. In den ausgesprochenen Regenzeitmonaten wurden keine Jungtiere geboren. Die ersten Geburten fielen in den Monat September. Die Geburten häuften sich in den Monaten Oktober, November und Dezember. Gegen Ende der Trockenzeit nahmen sie stark ab.

Die Verteilung der Geburten im Jahresverlauf bestätigte das Muster der Fortpflanzungsperiodik, das sich aufgrund des Vorhandenseins trächtiger Weibchen und fortpflanzungsfähiger Männchen in der Population ergeben hatte. *Arvicanthis abyssinicus* zeigt als einziger der bisher untersuchten afrikanischen Kleinsäuger ein Maximum der Fortpflanzungsaktivität in der Trockenzeit. Zum Verständnis dieser Beobachtung wird abgeklärt, ob dieses Muster der Fortpflanzungsperiodik auch für die übrigen Kleinsäugerarten in der Grassteppe Semiens typisch ist.

Nach *Arvicanthis abyssinicus* war *Stenocephalemys griseicauda* auf der Untersuchungsfläche die häufigste Art. Aus Tab. 4 ist die Verteilung der Tiere auf 6 Gewichtsklassen mit einer Klassenbreite von 20 g im Jahresverlauf ersichtlich. Die bis 20 g schweren Tiere sind als Jungtiere im ersten Monat anzusprechen. Auch die 20 bis 40 g schweren Tiere haben das Adultgewicht noch nicht erreicht. Tiere dieser beiden Klassen traten während des ganzen Jahres auf, gehäuft in den Monaten September bis Dezember.

In Tab. 5 ist der Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf zusammengestellt. Trächtige Weibchen werden mit Ausnahme der Monate Januar bis April der Jahre 1972 und 1973 in allen Monaten festgestellt. Aus den Beobachtungen über das Auftreten von Jungtieren und die Trächtigkeit folgt, daß sich *Stenocephalemys griseicauda* während der Regenzeit und in der ersten Hälfte der Trockenzeit fortpflanzte.

Jungtiere von *Lophuromys flavopunctatus* wurden während und kurz nach der Regenzeit geboren. Der Tab. 6 kann man entnehmen, daß der Anteil trächtiger Weibchen an der Gesamtzahl der untersuchten Weibchen in den Regenmonaten groß war.

Die Jungtiere von *Otomys typus* wurden während und kurz nach der Regenzeit geboren. In derselben Phase wurden auch viele trächtige Weibchen gefangen (Tab. 7). Für die übrigen auf der Untersuchungsfläche festgestellten Kleinsäugerarten liegen nur vereinzelte Hinweise auf die Fortpflanzungsaktivität vor.

Nievergelt (1970, 1974) beobachtete beim Walia-Steinbock (*Capra walie* Rüppell) während des ganzen Jahres Kitze. Die meisten Jungtiere wurden in den Monaten September und Oktober geboren. Nach den Ergebnissen von Nathan (pers. Mitteilung) pflanzt sich der Bergpavian (*Theropithecus gelada* Rüppell) während

*Tabelle 3*

***Arvicanthis abyssinicus***

Anzahl der neumarkierten Tiere in den verschiedenen Fangmonaten, getrennt nach Alter
Unterste Zeile: geschätzte Anzahl Geburten pro Monat

| | April | Mai | Juni | Juli | August | Sept. | Oktober | November | Dezember | Januar | Februar | März |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Neumarkierte gesamt | | 8 | 7 | 2 | 4 | | 2 | 14 | 15 | 35 | 3 | 7 |
| davon | | | | | | | | | | | | |
| 1 Monat alt | | 2 | 3 | 0 | 0 | | 0 | 10 | 4 | 9 | 0 | 1 |
| 2 Monate alt | | 0 | 3 | 0 | 0 | | 0 | 3 | 9 | 18 | 3 | 5 |
| Einwanderer und ältere Tiere | | 6 | 1 | 2 | 4 | | 2 | 1 | 2 | 8 | 0 | 1 |
| Geburten | 5 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 19 | 22 | 12 | 5 | 1 | + indet. |

*Tabelle 4*

***Stenocephalemys griseicauda***

Verteilung der mit der Ausfangmethode gefangenen Tiere auf 6 Gewichtsklassen
im Jahresverlauf

| Gewicht | Jan.—April 1972 | Mai—August 1972 | Sept.—Dez. 1972 | Jan.—April 1973 |
|---|---|---|---|---|
| $G < 20$ | 0 | 0 | 4 | 1 |
| $20 \leq G < 40$ | 1 | 2 | 9 | 2 |
| $40 \leq G < 60$ | 13 | 7 | 4 | 7 |
| $60 \leq G < 80$ | 9 | 14 | 3 | 5 |
| $80 \leq G < 100$ | 0 | 5 | 8 | 1 |
| $100 \leq G$ | 0 | 4 | 0 | 0 |
| Summe | 23 | 32 | 28 | 16 |

Tabelle 5

***Stenocephalemys griseicauda***

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen im Jahresverlauf
Ergebnisse von Ausfangaktionen

| | Jan./Febr. 1972 | März/Apr. | Mai/Juni | Juli/Aug. | Sept./Okt. | Nov./Dez. | Jan./Febr. 1973 | März/Apr. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| total | 9 | 5 | 5 | 5 | 6 | 2 | 1 | 2 |
| trächtig | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 |

Tabelle 6

***Lophuromys flavopunctatus***

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen
Ergebnisse von Ausfangaktionen

| | Jan.—April 1972 | Mai—August 1972 | Sept.—Dez. 1972 | Jan.—April 1973 |
|---|---|---|---|---|
| total | 5 | 9 | 2 | 0 |
| trächtig | 0 | 5 | 0 | 0 |

Tabelle 7

***Otomys typus***

Anteil der trächtigen Weibchen an der Gesamtzahl der adulten Weibchen
Ergebnisse von Ausfangaktionen

| | Jan.—April 1972 | Mai—August 1972 | Sept.—Dez. 1972 | Jan.—April 1973 |
|---|---|---|---|---|
| total | 1 | 6 | 4 | 0 |
| trächtig | 0 | 4 | 4 | 0 |

des ganzen Jahres fort. Am meisten Geburten wurden in den Monaten Juni/Juli und Februar/März festgestellt.

Es folgt: *Arvicanthis abyssinicus* zeigt eine andere Fortpflanzungsperiodik als die übrigen Säugerarten Hochsemiens. Diese pflanzen sich auch während der Regenzeit fort. Mögliche Ursachen für die abweichende Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* werden später diskutiert.

## Alterszusammensetzung, Mortalität, Natalität und Generationenfolge

Über die Alterszusammensetzung, die Generationenfolge und damit den Umsatz von Kleinsäugerpopulationen aus tropischen Gebieten Afrikas liegen nur wenige gut dokumentierte Schriften vor (Neal 1967; Delany 1971). Es ist nicht möglich, in bezug auf diese Populationsmerkmale Gemeinsamkeiten zu beschreiben, welche für Tropengebiete typisch sind.

Die Alterszusammensetzung der *Arvicanthis*-Population auf dem Markierungsfangfeld im Jahresverlauf ist aus Abb. 8 ersichtlich. Tiere aller Altersklassen waren nur in den Perioden April, Mai und Juni 1972 sowie Januar und Februar/März 1973

in der Population vorhanden. Der Populationsaufbau war gegen Ende der Fortpflanzungsperiode am heterogensten. Der Anteil der adulten Tiere (mehr als 4 Monate alt) nahm von Mai 1972 an stets zu, bis im Oktober die Population nurmehr aus Tieren dieser Altersgruppe bestand. Im November wurden erstmals Jungtiere gefangen. Die Klassen der 2 bis 4 Monate alten Tiere waren demzufolge in den nächsten Monaten stärker besetzt. Der relative Anteil der adulten Tiere nahm ständig ab. Dies ist zum Teil auf den Zuwachs an Jungtieren zurückzuführen.

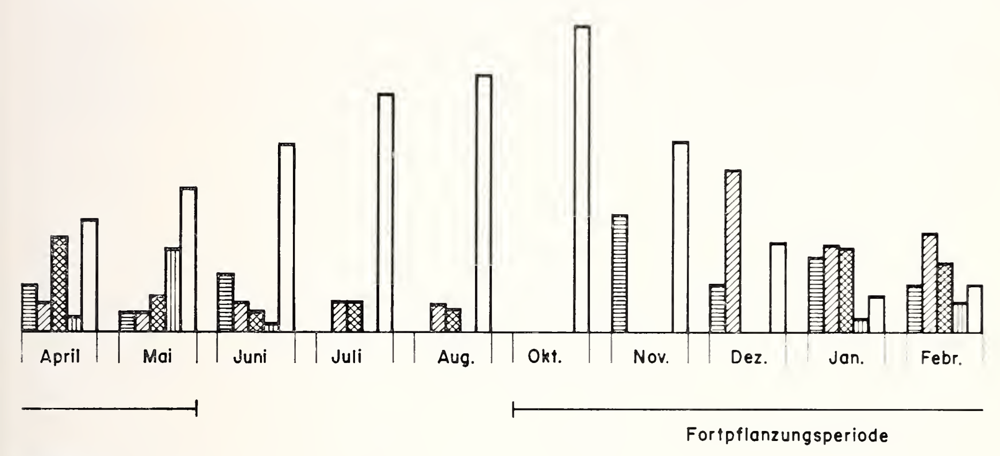



*Abb. 8. Arvicanthis abyssinicus.* Altersverteilung der Markierungsfangpopulation im Jahresverlauf. Prozentualer Anteil der 5 Altersklassen an der Gesamtpopulation

Die Grundlagen zur Berechnung von Sterbe- und Geburtsrate sind in Tab. 8 zusammengestellt. Dabei ging ich von der Annahme aus, daß die Population am Ende einer Fangperiode als erfaßt gelten kann. Ich stütze mich auf die Beobachtung, daß der Anteil der unmarkierten adulten Tiere am Gesamtbestand in jeder Untersuchungsperiode sehr klein war. Die Populationsgröße am Ende der Fangperiode bestimmte ich nach der „Calendar of captures"-Methode (Petrusewicz und Andre-

*Tabelle 8*

***Arvicanthis abyssinicus***

Markierungsfangpopulation. Zusammenstellung der Grundlagen zur Berechnung der Verlust-, Gewinn- und Zuwachsraten der Population von Fangperiode zu Fangperiode

| Fangperiode | Populations größe | Anzahl Markierte aus Vormonat | Neumarkierte | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | total | Jungtiere | adulte |
| Mai | 34 | 26 | 8 | 2 | 6 |
| Juni | 38 | 31 | 7 | 6 | 1 |
| Juli | 33 | 31 | 2 | 0 | 2 |
| August | 35 | 31 | 4 | 0 | 4 |
| Oktober | 29 | 27 | 2 | 0 | 2 |
| November | 39 | 25 | 14 | 13 | 1 |
| Dezember | 42 | 27 | 15 | 13 | 2 |
| Januar | 75 | 40 | 35 | 27 | 8 |
| Febr./März | 76 | 73 | 3 | 3 | 0 |

zejewski 1968). Aus den Fangprotokollen konnte ich die Anzahl der während einer Fangperiode erstmals markierten Tiere ermitteln.

Die Anzahl der markierten Tiere aus der vorhergehenden Untersuchungsperiode ergibt sich durch Substraktion der Anzahl der Neumarkierten von der Populationsgröße am Ende der Fangperiode. Aus den Angaben in Tab. 8 lassen sich die Verlustrate, die Gewinnrate und die Zuwachsrate für die Intervalle zwischen zwei Fangperioden berechnen. Die Ergebnisse sind in Tab. 9 aufgeführt. Die Verlustrate entspricht nicht der Sterberate, da es nicht möglich ist, Verluste durch Tod und Verluste durch Abwanderung zu trennen. Ein entsprechendes Verfahren besteht für Markierungsfangpopulationen (Jackson 1939). Seine sinnvolle Anwendung bedingt höhere Anzahlen an Tieren, die der Population verlorengehen. Die kleinen Wandergewinne lassen annehmen, daß auch die Wanderverluste gering sind.

*Tabelle 9*

***Arvicanthis abyssinicus***

Verlustrate, Gewinnrate und Zuwachsrate für Monatsintervalle in der Markierungsfangpopulation. Errechnet aus den in Tab. 8 zusammengestellten Unterlagen

| Intervall | Verlustrate | Gewinnrate | Zuwachsrate |
|---|---|---|---|
| Mai/Juni | 0.09 | 0.2 | + 0.11 |
| Juni/Juli | 0.18 | 0.05 | — 0.13 |
| Juli/Aug. | 0.06 | 0.12 | + 0.06 |
| Aug./Okt. | 0.23 | 0.06 | — 0.17 |
| Okt./Nov. | 0.14 | 0.48 | + 0.34 |
| Nov./Dez. | 0.31 | 0.38 | + 0.07 |
| Dez./Jan. | 0.05 | 0.83 | + 0.78 |
| Jan./März | 0.03 | 0.04 | + 0.01 |

Der Vergleich der Verlustraten im Jahresverlauf zeigt, daß die Population zu keiner Jahreszeit durch sehr große Abgänge getroffen wird. Die Verlustraten waren besonders hoch in den Monaten August bis Dezember des Jahres 1972. Bei einer Populationsgröße von durchschnittlich 35 Tieren gingen der Population pro Monat 11 Tiere verloren. Vom Mai bis zum August betrug der Verlust bei einer durchschnittlichen Populationsgröße von ebenfalls 35 Tieren 4 Individuen pro Monat. Die Unterschiede sind im Vierfeldertest mit $p < 0,05$ gesichert. Diese Beobachtung wird aufgrund der Ergebnisse über die jahreszeitlichen Unterschiede in der Altersverteilung dahin interpretiert, daß vom August bis zum Dezember adulte Tiere absterben, die z. T. bereits an der Fortpflanzung teilgenommen haben. Diese Annahme kann mit einer Kohorten-Lebenstafel überprüft werden.

Methodische Hinweise zur Aufstellung einer Lebenstafel entnahm ich Krebs (1972, pp. 154 ff.). In Tab. 10 ist die Lebenstafel für eine im Januar geborene Kohorte zusammengestellt. Das vollständige Datenmaterial zur Berechnung von Sterberate und Lebenserwartung liegt erst ab dem 4. Lebensmonat vor. Die Sterberate war für die Tiere der Kohorte in den Monaten August bis Dezember besonders hoch. In dieser Phase sind die Tiere 7 bis 11 Monate alt.

Die mittlere Lebenserwartung für die 4 Monate alten Tiere betrug noch 5,6 Monate. Dieser Wert stellt eine grobe Näherung dar, da die Untersuchung abgebrochen wurde, bevor alle Tiere der Kohorte gestorben waren. Vergleichsdaten zur Lebenserwartung von Kleinsäugern liegen noch kaum vor. Pucek et al. (1970) berechneten die Lebenserwartung von Rötelmäusen *(Clethrionomys glareolus* Schreber) aus ver-

*Tabelle 10*

***Arvicanthis abyssinicus***

Lebenstafel für eine im Januar 72 geborene Kohorte für den 4. und die folgenden Lebensmonate

| x | lx | dx | qx | Lx | Tx | ex |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 4 | 16 | 1 | 0.06 | 15.5 | 90.5 | 5.62 |
| 5 | 15 | 1 | 0.07 | 14.5 | 75 | 5.0 |
| 6 | 14 | 0 | 0 | 14 | 60.5 | 4.32 |
| 7 | 14 | 3 | 0.21 | 12.5 | 46.5 | 3.32 |
| 8 | 11 | 2 | 0.18 | 10 | 34 | 3.09 |
| 9 | 9 | 2 | 0.22 | 8 | 24 | 2.67 |
| 10 | 7 | 2 | 0.29 | 6 | 16 | 2.29 |
| 11 | 5 | 2 | 0.4 | 4 | 10 | 2.0 |
| 12 | 3 | 0 | 0 | 3 | 6 | 2.0 |
| 13 | 3 | 0 | 0 | 3 | 3 | 1.0 |
| 14 | 3 | 0 | 0 | — | — | — |

x = Alter in Monaten; lx = Anzahl überlebende Tiere zu Beginn des Alterintervalls x; dx = Anzahl im Intervall zwischen x und x + 1 sterbende Tiere; qx = Mortalitätsrate; Lx = im Mittel im Intervall zwischen x und x + 1 lebende Tiere; Tx = $\sum_{1}^{\infty}$ Lx, ex = mittlere Lebenserwartung der zu Beginn des Alters x lebenden Tiere.

schiedenen Lebensräumen der Tschechoslowakei nach der „Killkurve-Methode". Die Lebenserwartung von 1 Monat alten Tieren betrug etwa 3 bis 4 Monate. Sie ist damit geringer als die Lebenserwartung von 4 Monate alten *Arvicanthis abyssinicus*. Über die Sterblichkeit in den ersten Lebensmonaten gibt Tab. 11 Auskunft, in der die Verlustraten von 3 Kohorten von Jungtieren, die zu verschiedenen Jahreszeiten geboren wurden, zusammengestellt sind. In den ersten Lebensmonaten waren die Verluste gering. Die Lebenserwartung von 1 Monat alten Tieren dürfte schätzungsweise zwischen 7 und 8 Monaten liegen.

*Tabelle 11*

***Arvicanthis abyssinicus***

Verlustraten für im Mai 72, im November 72 und im Januar 73 geborene Kohorten (Abkürzungen s. Tab. 10)

| | Kohorte Mai 1972 | | Kohorte Nov. 1972 | | Kohorte Jan. 1973 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| x | lx | qx | lx | qx | lx | qx |
| 1 | 6 | 0.16 | 12 | 0 | 14 | 0 |
| 2 | 5 | 0 | 12 | 0 | 14 | 0 |
| 3 | 5 | 0 | 12 | 0 | 14 | 0 |
| 4 | 5 | 0 | 9 | 0.25 | | |
| 5 | 5 | 0.2 | 9 | 0 | | |
| 6 | 4 | 0.5 | 9 | 0 | | |
| 7 | 2 | 0 | | | | |
| 8 | 2 | 0 | | | | |
| 9 | 2 | 0 | | | | |
| 10 | 2 | 0.5 | | | | |
| 11 | 1 | | | | | |

In bezug auf die Sterberate können die folgenden Ergebnisse zusammengefaßt werden. Während der ganzen Beobachtungsphase wurde die Population zu keinem Zeitpunkt drastisch reduziert. In den ersten Lebensmonaten waren die Verlustraten gering. Auch für adulte Tiere war die Lebenserwartung hoch. Ein wesentlicher Teil der Adultpopulation zu Ende der Fortpflanzungsperiode überlebte die Zeit der Fortpflanzungsruhe. Dann sank die Lebenserwartung der Adulten stark. Nur wenige wurden älter als 1 Jahr.

Die Gewinnrate ist in Tab. 9 für monatliche Intervalle zusammengestellt. Da die Einwanderung gering war, beruhen die Gewinne in erster Linie auf Geburten. Im Höhepunkt der Fortpflanzungsphase vom Oktober bis zum Januar betrug die Gewinnrate 0,38 bis 0,83. In den übrigen Monaten des Jahres schwankte sie zwischen 0,04 und 0,2. Da Jungtiere von Einwanderern getrennt werden können, ist es möglich, die Geburtsrate zu berechnen, d. h. die Anzahl Jungtiere, die pro adultes Weibchen während eines Monats geboren werden. Die Angaben über die Natalität sind in Tab. 12 aufgeführt. Die Anzahl der adulten Weibchen wurde nach der „Calendar of captures"-Methode ermittelt. Die Anzahl der in einem bestimmten Monat geborenen Jungtiere wurde Tab. 3 entnommen. Die Geburtsrate war im Mai und dann wieder in den Monaten Oktober bis Dezember mit Werten zwischen 1,5 und 2,0 hoch. Später sank sie ab. Ein erneutes Ansteigen der Geburtsrate in den Monaten April/Mai ist dann zu erwarten, wenn sich die Fortpflanzungsperiodik im Jahreszyklus wiederholt.

*Tabelle 12*

***Arvicanthis abyssinicus***

Natalität in der Markierungsfangpopulation

| Fangperiode | adulte Weibchen | Geburten | Natalität |
|---|---|---|---|
| Mai | 2 | 3 | 1.5 |
| Juni | 3 | 0 | 0 |
| Juli | 7 | 0 | 0 |
| August | 11 | 0 | 0 |
| Oktober | 10 | 19 | 1.9 |
| November | 11 | 22 | 2.0 |
| Dezember | 9 | 12 | 1.5 |
| Januar | 6 | 5 | 0.8 |
| Febr./März | 5 | 1 | 0.2 |

Bei den mit der Ausfangmethode gefangenen Weibchen betrug die mittlere Wurfgröße 4,88 ($s_{\bar{x}}$ = 0,54). Würden nach der Regenzeit alle Weibchen gleichzeitig werfen, so müßten im Monat Oktober 49 Jungtiere geboren werden. Bei einer Mortalität der Jungtiere im ersten Lebensmonat von angenommen 25 % würde die mögliche Geburtsrate etwa 3,6 betragen. Der tatsächliche Wert von 1,9 zeigt, daß nur die Hälfte aller Weibchen bereits im Oktober gebar. Von Oktober bis Dezember wurden von 10 Weibchen zusammen 53 Jungtiere geboren. Zweitwürfe kamen also vor, aber nur etwa bei der Hälfte aller Weibchen. Nach dem Dezember nahm die Geburtsrate stark ab. Nur wenige der überlebenden Weibchen warfen ein drittes Mal. Beim Ausfang auf dem Markierungsfangfeld im März/April 1973 wurden 11 im Herbst 1972 geborene Weibchen gefangen. Nur eines hatte an der Fortpflanzung teilgenommen. Die Weibchen wurden erst spät geschlechtsreif. Späte Geschlechtsreife war bereits bei den Männchen beobachtet worden.

Zur Beschreibung der Generationenfolge werden die Ergebnisse betreffend Mortalität, Natalität und Lebenserwartung berücksichtigt. Eine erste Generation wird zu Beginn der Fortpflanzungsperiode geboren. Die Tiere dieser Generation pflanzen sich am Ende der Fortpflanzungsperiode erstmals fort. Im zweiten Viertel der Fortpflanzungsperiode wird die zweite Kohorte geboren. Es sind Zweitwürfe der Mütter der ersten Generation. Die zweite Kohorte nimmt erst in der nächsten Fortpflanzungsperiode an der Fortpflanzung teil. Die dritte Kohorte wird am Ende der Trockenzeit geboren. Es sind die Erstwürfe der ersten Generation. Diese Tiere werden in der nächsten Fortpflanzungsperiode geschlechtsreif. Aus Mortalität und Lebenserwartung der untersuchten Kohorten geht hervor, daß der Großteil der in einer Fortpflanzungsperiode geborenen Tiere bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode überlebt.

Da Angaben über die Generationenfolge afrikanischer Kleinsäuger fehlen, vergleiche ich die Ergebnisse mit diesbezüglichen Arbeiten über steppenbewohnende Kleinsäuger Europas und Asiens (Svarc 1970). Dabei ergeben sich die folgenden Unterschiede. Bei einer Dauer der Fortpflanzungsperiode von 8 Monaten ist die Anzahl der Kohorten mit 3 relativ gering. Die erste Kohorte ist bei *Arvicanthis abyssinicus* die größte. Bei Kleinsäugern der eurasischen Steppen bilden in der Regel die späteren Kohorten den Hauptanteil der Population. Alle Kohorten überleben zu gleichen Teilen die Phase der Fortpflanzungsruhe. Bei den meisten Kleinsäugern macht die dritte Kohorte bis zu 90% der Population zu Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode aus.

## Bejagung, Tagesaktivität

Während der Untersuchung war die Verlustrate in der *Arvicanthis*-Population gering. Im Verlaufe der Lebendfangaktion, die 10 Monate dauerte, gingen der Population 90 vorwiegend ältere Tiere verloren. Nur wenige Individuen wanderten ab. Diese Beobachtungen führten mich zum Schluß, daß die Alterssterblichkeit die Hauptursache für die Verluste sein dürfte. Daher nahm ich an, daß der Einfluß der Raubtiere auf die Population gering war. Diese Ansicht überprüfte ich durch Direktbeobachtungen an den Raubtieren.

Als Räuber kommen Arten in Betracht, die dieselben Aktivitätsphasen wie *Arvicanthis* besitzen. Durch Ausfangaktionen, bei denen ich die Fallen morgens und abends kontrollierte, ermittelte ich das Aktivitätsmuster. Die Resultate sind in Tab. 13 zusammengestellt. Diese enthält auch Angaben für die übrigen Kleinsäuger der Grassteppe. *Arvicanthis* ist ausgesprochen tagaktiv. 101 Fängen während der

*Tabelle 13*

**Tagesaktivität**

Verteilung der Fänge von *Arvicanthis abyssinicus, Stenocephalemys griseicauda, Lophuromys flavopunctatus* und *Otomys typus* auf die Tages- und Nachtstunden. Ergebnisse von Ausfangaktionen

| Kontrollzeit | *Arvicanthis abyssinicus* | *Stenocephalemys griseicauda* | *Lophuromys flavopunctatus* | *Otomys typus* |
|---|---|---|---|---|
| 06.00—08.00 | 5 | 27 | 4 | 4 |
| 16.00—18.00 | 101 | 1 | 11 | 7 |
| Summe | 106 | 28 | 15 | 11 |

Tagesstunden stehen 5 Fänge zur Nachtzeit gegenüber. Die Abweichung von einer Gleichverteilung ist im $\chi$-Test mit $p < 0{,}01$ gesichert. *Stenocephalemys griseicauda* hingegen ist nachtaktiv. *Otomys typus* und *Lophuromys flavopunctatus* wurden während der Tages- und Nachtstunden im gleichen Verhältnis gefangen.

Beim Markierungsfang von *Arvicanthis abyssinicus* kontrollierte ich die Fallen um 11.00, 14.00 und 17.00 Uhr. Morgens um 7.00 Uhr wurden die Fallen geöffnet. Die Anzahl der Fänge zu den verschiedenen Tageszeiten ist in Tab. 14 für die Regenzeit und die Trockenzeit getrennt aufgeführt. Die Aktivität war in den Morgenstunden ausgeprägter als in den Mittags- und Abendstunden. Dies traf vor allem für die Regenzeit zu. Die Unterschiede in der Verteilung der Fänge auf die 3 Tagesabschnitte zwischen Regenzeit und Trockenzeit sind im Mehrfelder-Kontingenz-Test mit $p < 0{,}001$ gesichert. Die Aktivität von *Arvicanthis abyssinicus* ist vermutlich abhängig von der Besonnung. Diese ist in Semien am Nachmittag meist geringer als am Vormittag. In der Regenzeit fallen die Niederschläge vor allem am Nachmittag.

*Tabelle 14*

**Tagesaktivität von *Arvicanthis abyssinicus***

Verteilung der Fänge der Markierungsfangpopulation auf drei Tagesabschnitte, getrennt aufgeführt für die Regenzeit, die Trockenzeit und die gesamte Untersuchungsperiode

| Untersuchungsperiode | Kontrollzeit | | |
|---|---|---|---|
| | 11.00 | 14.00 | 17.00 |
| Regenzeit | 187 | 54 | 11 |
| Trockenzeit | 245 | 96 | 92 |
| Gesamt | 432 | 150 | 103 |

Die folgenden tagaktiven Raubtierarten wurden mindestens 5mal auf der Untersuchungsfläche festgestellt und mindestens einmal bei der Jagd auf Kleinsäuger beobachtet.

Raubvögel: *Buteo rufinus* Cretschmar, Adlerbussard
*Buteo rufofuscus* Forster, Schakalbussard
*Aquila rapax orientalis* Cabanis, Steppenadler
*Falco biarmicus* Temminck, Feldeggsfalke
Raubsäuger: *Canis aureus* L., Goldschakal
*Simenia simensis* Rüppell, Semienfuchs

Schleichkatzen, Marderartige und Schlangen fehlen in Hochsemien.

Die ganze Untersuchungsfläche von 1 $km^2$ konnte von einem einzigen Punkt aus eingesehen werden. Ich versuchte, die Raubtiere von diesem Punkt aus zu beobachten und ihren Fangerfolg zu ermitteln. Vorerst zählte ich zu verschiedenen Tageszeiten die Raubtiere auf der Untersuchungsfläche in der Art einer Momentaufnahme. Bei 74 Zählungen registrierte ich insgesamt 69 Schakalbussard-, 19 Steppenadler-, 7 Feldeggsfalken- und 2 Adlerbussard-Beobachtungen. Steppenadler und Adlerbussarde hielten sich als Zugvögel aus der Palaearktis nur während 2 Monaten auf der Untersuchungsfläche auf. Bei den 74 Zählungen beobachtete ich nur einmal einen Semienfuchs. Außerhalb der Zählungen traf ich ihn 15mal auf der Untersuchungsfläche an. Während kürzeren Perioden sah ich ihn fast täglich, dann blieb er für Monate aus. 10mal oblag er dem Kleinsäugerfang. Nur 5mal notierte ich die in Semien häufigen Goldschakale auf der Untersuchungsfläche.

Regelmäßig waren nur Schakalbussarde zu beobachten. Der Versuch, ihren Fangerfolg zu erfassen, schlug fehl. Die Tiere saßen stundenlang auf ihren Warten, ohne einen Kleinsäuger zu schlagen. Brown (1970) gibt den Nahrungsbedarf eines Schakalbussards mit 150 g pro Tag an. Nimmt man an, daß sich 2 Schakalbussarde ausschließlich von der *Arvicanthis*-Population auf der Untersuchungsfläche ernähren, würden diese pro Tag 4 Tiere oder pro Monat 120 Tiere benötigen. Während der 10monatigen Fangperiode betrug der monatliche Verlust der Markierungsfangpopulation im Mittel 9 Tiere. Die Population beanspruchte 0,4 Hektar oder 0,4 % der gesamten Untersuchungsfläche. Auf deren Fläche von 1 $km^2$ umgerechnet, betrug der monatliche Abgang 2250 Tiere. Bedenkt man, daß das Jagdgebiet eines Schakalbussards vermutlich größer ist als 1 $km^2$, ergibt sich, daß nur ein kleiner Teil der abgehenden Kleinsäuger von Schakalbussarden gefangen werden kann. Den Einfluß der übrigen Raubtiere konnte ich nicht abschätzen. Er dürfte insgesamt noch kleiner sein als jener der Schakalbussarde.

## Dichteschwankungen, absolute Dichte, Biomasse

Als Dieterlen (1967a) während 27 Monaten Kleinsäugerpopulationen in einer Anbauzone des Kivugebietes (Zaire) untersuchte, erhielt er keine Hinweise auf ausgeprägte Dichteschwankungen. Dies erklärte er mit einer relativ konstanten Sterbe- und Geburtsrate im Jahresverlauf. Bei der in Semien untersuchten *Arvicanthis*-Population änderten sich Geburts- und Sterberate im Jahresverlauf stark. Daher sind Dichteschwankungen zu erwarten, wie sie auch von Reichstein (1967) in einem Savannengebiet Tansaniens beobachtet wurden. Allerdings genügt meine Beobachtungsdauer von 10 Monaten nicht, um Dichtezyklen zu erfassen.

Als Maß für die relative Dichte eignet sich die Größe der Markierungspopulation. Diese wurde mit der „Calendar of captures"-Methode ermittelt, die gute Resultate liefert, wenn ein großer Teil der ganzen Population markiert ist und sich die Tiere regelmäßig wiederfangen. Diese Bedingungen waren erfüllt, denn nach der ersten Markierungsperiode wurden selten unmarkierte adulte Tiere gefangen. Die Wahrscheinlichkeit, während einer Fangperiode mindestens einmal gefangen zu werden, war für markierte Tiere 0,85. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 0,5 fingen sich die Tiere bereits am 1. Tag der viertägigen Fangperiode.

Die absolute Veränderung der Populationsgröße im Jahresverlauf ist aus der Tabelle 15 ersichtlich. Die Zuwachsrate (Tab. 9) gibt Auskunft über die relative Veränderung der Populationsgröße von Monat zu Monat. Im Verlaufe der Untersuchung nahm die Populationsgröße um mehr als das Doppelte zu. Der Anstieg wurde nur durch die Periode der Fortpflanzungsruhe unterbrochen, während welcher die Abgänge zahlreicher waren als die Einwanderungen. Vom Beginn der Fortpflanzungsperiode an übertraf die Geburtsrate die Sterberate. Die Population verdoppelte sich innerhalb von drei Monaten. Am Ende der Untersuchung bestand sie zur Hauptsache aus jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren.

Vergleichbare quantitative Daten über die Dichteentwicklung bei afrikanischen Kleinsäugern fehlen. Von Nagern europäischer Steppen sind größere Dichteschwankungen innerhalb gleicher Zeiträume bekannt geworden. Wojciechowska (1970) untersuchte mit gleichen Methoden eine Population von *Microtus arvalis,* die innerhalb von 8 Monaten auf das Siebenfache der Ausgangspopulation zunahm.

Grundlagen für die Berechnung der absoluten Dichte sind die Populationsgröße und die Kenntnis der Fläche, von der die gefangenen Tiere stammen. Ich bezeichne diese Fläche als den Wirkungsraum der Fallen. Er ist größer als die von den äußersten Fallenreihen eingeschlossene Fläche. Bei der Berechnung des Wirkungsraumes ging ich von der Annahme aus, daß sich noch Tiere fangen lassen, deren Aktions-

*Tabelle 15*

***Arvicanthis abyssinicus***

Populationsgröße, absolute Dichte, Durchschnittsgewicht und Biomasse im Jahresverlauf (Fehlerbeurteilung im Text)

| Untersuchungsperiode | Populationsgröße Tiere | absolute Dichte Tiere/ha | Durchschnittsgewicht g | Biomasse g/ha |
|---|---|---|---|---|
| Mai | 34 | 70 | 70 | 4 900 |
| Juni | 38 | 75 | 73 | 5 500 |
| Juli | 33 | 70 | 95 | 6 700 |
| August | 35 | 70 | 103 | 7 200 |
| Oktober | 29 | 65 | 103 | 6 800 |
| November | 39 | 130 | 74 | 9 600 |
| Dezember | 42 | 140 | 55 | 7 700 |
| Januar | 75 | 250 | 55 | 14 000 |
| Februar/März | 76 | 250 | 66 | 16 500 |

raumzentren im Abstand der halben Aktionsraumlänge von der äußersten Fallenreihe entfernt sind. Der Wirkungsraum entspricht damit einem Quadrat, dessen Seitenlänge man durch Addition der Länge der Fallenreihen und 2mal des halben Aktionsraumdurchmessers erhält. Die Berechnung des Aktionsraumdurchmessers wird im Kapitel Aktionsraum und Verteilung erklärt.

Der mittlere Aktionsraumdurchmesser betrug 40 m während der Regenzeit und 28 m während der Trockenperiode. Der Wirkungsraum der gesamten Fallenanlage maß 0,5 respektive 0,3 Hektar. Der geschätzte Fehler im Sinne eines 95-%-Vertrauensbereiches beträgt für den Aktionsraumdurchmesser 30 bis 50 % und für den Wirkungsraum der Fallen noch 15 bis 25 %. Aus der Populationsgröße und dem Wirkungsraum berechnete ich die absolute Dichte als Anzahl Tiere pro Hektar (Tab. 15). Der geschätzte Fehler der absoluten Dichte ist vor allem auf die unsichere Schätzung des Wirkungsraumes der Fallen zurückzuführen und beträgt zwischen 20 und 30 %. Die Änderung der absoluten Dichte verläuft im wesentlichen parallel zur Änderung der Populationsgröße. Eine systematische Abweichung ergibt sich durch den unterschiedlichen Wirkungsraum während der Trockenzeit und der Regenzeit. In der Regenzeit ist die absolute Dichte bei gleicher Populationsgröße kleiner, weil die Population eine größere Fläche beansprucht.

Die Dichte von *Arvicanthis abyssinicus* liegt zwischen 65 und 250 Tieren pro Hektar. Vergleichsdaten für Kleinsäuger aus afrikanischen Steppen fehlen. Misonne (1963) ermittelte in Savannen für einzelne Arten Dichten zwischen 1 und 43 Tieren pro Hektar. Die maximale Dichte aller Arten zusammen betrug 122 Tiere. Die Dichte von *Arvicanthis abyssinicus* ist im Mittel höher, besonders wenn man berücksichtigt, daß Misonne die Dichten gegenüber unseren Bestimmungen systematisch überschätzt, da er den Wirkungsraum der Fallen der Größe des Fallenfeldes gleichsetzt.

Die Biomasse der *Arvicanthis*-Population errechnete ich aus der absoluten Dichte und dem Durchschnittsgewicht der Individuen. Die Höhe des Gewichtes entspricht dem Altersaufbau der Population (Abb. 8). Für die Biomasse (Tab. 15) beträgt der geschätzte Fehler im Sinne eines 95 %-Vertrauensbereiches etwa 40 %. Im Laufe der Untersuchung stieg die Biomasse von 4900 und 16 500 g pro Hektar an. Von Mai bis Oktober variierte sie zwischen 4900 und 7200 g. Im November erreichte sie 9600 g, da sich die absolute Dichte gegenüber dem Vormonat verdoppelte. Trotz eines leichten Anstieges der Dichte sank die Biomasse im Dezember auf 7700 g, weil

die absterbenden adulten Mäuse durch leichtere Jungtiere ersetzt wurden. Bis Ende Februar verdoppelte sich die Biomasse. Die Dichte war nochmals angestiegen. Auch war in dieser Zeitspanne eine starke Gewichtszunahme der Tiere festzustellen.

MISONNE (1963) ermittelte für Savannengebiete Kleinsäugerbiomassen von 3800 bis 7350 g pro Hektar. In der Gebirgssteppe ist allein die Biomasse von *Arvicanthis abyssinicus* im Mittel größer (80 % der gefangenen Nager waren *Arvicanthis*). Die Unterschiede in der Biomasse sind schwer zu deuten. Beachtenswert ist, daß in der Gebirgssteppe im Vergleich zu Savannen nur wenige wildlebende, große Pflanzenfresser vorkommen. Den Walia-Steinbock, den Klippspringer und den Bergpavian konnte ich nur ausnahmsweise auf der Untersuchungsfläche beobachten.

## Aktionsraum und Verteilung

Ich ermittelte die Aktionsraumgröße — die Fläche, auf der sich ein Tier während einer bestimmten Zeitspanne aufhält —, weil ich sie zur Berechnung der absoluten Dichte benötigte. Weiter verglich ich Größe und Lage der Aktionsräume verschiedener Alters- und Geschlechtsgruppen und erhielt dadurch Hinweise auf die Sozialstruktur von *Arvicanthis abyssinicus*.

Zur Ermittlung der Aktionsraumgrößen erweiterte ich das Markierungsfeld während zwei zusätzlichen Fangaktionen bei gleichem Fallenabstand von 100 auf 324 Fangpunkte. Die Aktionsraumgrößen wurden nach der Methode von JENNRICH and TURNER (1969) berechnet.

Diese beruht auf der Determinante der Kovarianz-Matrix aller Fangpunkte eines Tieres. Die Formel lautet

$$a = 6\pi |S|^{\frac{1}{2}}$$

a ist die Aktionsraumgröße, ausgedrückt in Flächeneinheiten, deren Seitenlänge einem Fallenabstand entspricht. Die Umrechnung in m² erfolgt bei einem Fallenabstand von 3 Metern durch Multiplikation mit dem Faktor 9 m². $|S|$ ist die Determinante der Kovarianz-Matrix der Fangpunkte

$$S = \begin{pmatrix} s_{xx} & s_{xy} \\ s_{yx} & s_{yy} \end{pmatrix}$$

und ist definiert durch die Gleichungen

$$s_{xx} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})^2, \qquad s_{yy} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (y - \bar{y})^2,$$

$$s_{xy} = s_{yx} = \frac{1}{n-2} \sum_{i=1}^{n} (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y}),$$

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} x_i, \qquad \bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} y_i.$$

Hierbei ist n die Anzahl der Fangpunkte, $(x_i, y_i)$ sind die Koordinaten des i-ten Fangpunktes für i = 1, ......., n und die Determinante ist $|S| = s_{xx}\, s_{yy} - s_{xy}^2$ . Bei einem Faktor 6 wird das kleinste Gebiet bestimmt, in dem sich ein Tier 95 % der Zeit aufhält. Dies gilt unter der Voraussetzung, daß die Wahrscheinlichkeitsverteilung der Aufenthaltsorte eines Tieres eine bivariate (2dimensionale) Normalverteilung ist. Wählt man anstelle des Faktors 6

den Faktor 9, so wird das kleinste Gebiet ermittelt, in dem das Tier während 99 % der Beobachtungszeit anzutreffen ist. Die Wahl des Faktors ist etwas willkürlich.

Die Methode von Jennerich and Turner (1969) ist im Vergleich den graphischen Methoden zur Ermittlung der Aktionsraumgröße wie der Kleinstflächenmethode (Stickel 1954) frei von Fehlern, die auf einem ungenügenden Stichprobenumfang beruhen. Sie vermag kreisförmige und elliptische Aktionsräume zu beschreiben. Im Vergleich zu den graphischen Verfahren erfordert sie einen großen Arbeitsaufwand. Die Berechnungen wurden freundlicherweise von Herrn J.-D. Tacier auf den Datenverarbeitungsanlagen der ETH Zürich durchgeführt. Mit der verwendeten Methode wird allerdings nur derjenige Teil eines Aktionsraumes erfaßt, der im Fallenfeld liegt. Die Extrapolation von den beobachtbaren Teilgebieten innerhalb des Fallenfeldes auf die geschätzten wahren Aktionsraumgrößen wird nach einer Methode von Prof. F. Hampel weiter unten durchgeführt.

Die Aktionsraumgrößen wurden für die Phasen der Fortpflanzungsruhe und der Fortpflanzungsaktivität getrennt ermittelt, ebenso für die verschiedenen Alters- und Geschlechtsgruppen. Die Ergebnisse sind in Tab. 16 zusammengestellt. Die Aktionsräume der adulten Männchen sind größer als jene der übrigen Tiere. Die Unterschiede sind im Wilcoxon-Test für 2 Stichproben mit $p < 0,05$ gesichert. Die Aktionsräume der adulten Weibchen und Jungtiere sind etwa gleich groß. In der Trockenzeit sind die Aktionsräume der Männchen wie auch der Weibchen und Jungtiere kleiner als in der Regenzeit (Wilcoxon-Test für 2 Stichproben, $p < 0,05$), in welcher die Dichte niedriger ist.

*Tabelle 16*

***Arvicanthis abyssinicus***

Beobachtete Aktionsraumgrößen verschiedener Alters- und Geschlechtsgruppen in der Regenzeit und in der Trockenzeit, berechnet nach der Methode von Jennrich und Turner (1969) (Angaben in m², in Klammern: Anzahl der untersuchten Tiere)

| Untersuchungs-periode | Aktionsraumgröße | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ♂♂ adult | ♀♀ adult | ♂♂ juvenil | ♀♀ juvenil | alle ♂♂ | alle ♀♀ | alle Tiere |
| Regenzeit | 1550 (14) | 700 (13) | 600 (4) | 750 (2) | 1400 (18) | 700 (15) | 1050 (33) |
| Trockenzeit | 850 (9) | 350 (7) | 650 (37) | 500 (28) | 700 (46) | 450 (35) | 600 (81) |

Das Verhältnis zwischen den beobachtbaren und den geschätzten wahren Aktionsraumgrößen klärte Herr Prof. F. Hampel in einer detaillierten statistischen Analyse ab, die in mehreren Schritten durchgeführt wurde. Grundlegend war letztlich die Überlegung, daß sich die wahre und die beobachtbare Aktionsraumgröße bei den vorliegenden Daten dann entsprechen, wenn das Zentrum eines Aktionsraumes im Zentrum des Fallenfeldes liegt und der Aktionsraumdurchmesser kleiner ist als die Länge des Fallenfeldes. Für die Regenzeit und die Trockenzeit wurden Aktionsräume, die wenigstens bezüglich einer Koordinate zentral lagen, herausgesucht, ihre Dimension in der betreffenden Koordinatenrichtung ermittelt und deren Mediane gebildet.

In der Regenzeit betrug die geschätzte wahre Aktionsraumgröße für Weibchen und Jungtiere 950 m², die beobachtbare 650 m². Die entsprechenden Werte für die adulten Männchen betragen 2750 respektive 1550 m². Die wahren Aktionsraumgrößen werden durch die Methoden von Jennrich and Turner etwa um einen Faktor 1,5 beziehungsweise 1,8 unterschätzt. In der Trockenzeit maßen die geschätzten wahren wie die beobachtbaren Aktionsraumgrößen der Weibchen und Jungtiere

600 m². Die kleineren Aktionsräume wurden in ihrer ganzen Ausdehnung erfaßt. Für die wenigen adulten Männchen konnten die wahren Aktionsraumgrößen nicht geschätzt werden. Die beobachtbaren Aktionsräume von 850 m² dürften etwa um einen Faktor 1,5 bis 1,6 unterschätzt werden.

Ich ermittelte den Wirkungsraum der Fallen, eine Voraussetzung zur Schätzung der absoluten Dichte, indem ich die Durchschnitte der geschätzten Aktionsraumgrößen aller Individuen für die Regenzeit und für die Trockenzeit als gewogenes Mittel errechnete. Sie messen 1300 und 950 m². Der Durchmesser kreisförmiger Aktionsräume dieser Größen beträgt 40 respektive 28 m, der Wirkungsraum der Fallen 0,5 und 0,3 Hektar.

Das Verteilungsmuster der Tiere auf dem Markierungsfangfeld erhielten wir, indem wir die Schwerpunkte der einzelnen Aktionsräume bestimmten und in einen Plan des Feldes eintrugen (Abb. 9). Der Schwerpunkt eines Aktionsraumes wurde als arithmetisches Mittel der x- respektive y-Koordinaten aller Fangpunkte eines Tieres während der Trockenzeit berechnet. Der mittlere Radius der Aktionsräume der adulten Männchen beträgt 20 m, jener der Weibchen 14 m. Beim Vergleich der Radien mit den Abständen zwischen den Schwerpunkten der Aktionsräume (Abb. 9) erkennt man, daß die Aktionsräume der Männchen wie jene der Weibchen stark überlappen. Dies schließt aber territoriales Verhalten im unmittelbaren Nestbereich nicht aus.

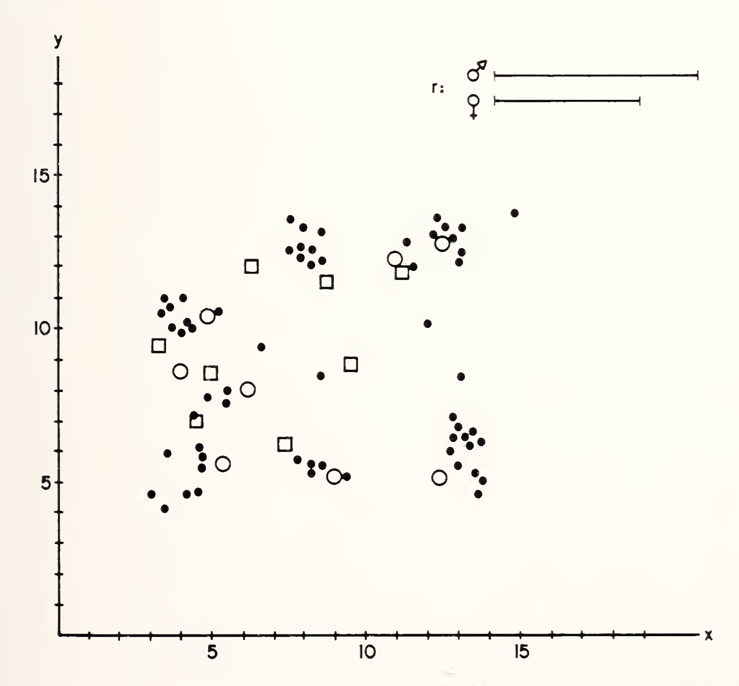



*Abb. 9. Arvicanthis abyssinicus.* Schwerpunkte der Aktionsräume der adulten Männchen (□), Weibchen (○) und Jungtiere (●) während der Trockenzeit auf dem Markierungsfangfeld. x, y = Koordinaten der Fangpunkte. r = Radien der Aktionsräume

Bei der Berechnung der Schwerpunkte der Jungtiere bemerkte Herr Prof. F. Hampel, daß sich gewisse Werte wiederholten. Dies bestätigte sich beim Eintragen der Schwerpunkte der Jungtiere in der Abb. 9. Die Jungtiere sind nicht zufällig über das Fallenfeld verteilt. Die Tiere eines Ballungszentrums waren in Schüben von 2 bis 6 Individuen markiert worden, die aufgrund ihres Gewichtes aus dem gleichen

Wurf stammen dürften. Ich konnte 18 verschiedene Würfe auseinanderhalten. Die mittlere Wurfgröße beträgt 3.28 (s = 0,36). Bei einer intrauterinen Wurfgröße von 4,88 entspricht dies einem Abgang von etwa 30 % bei den Nestjungen. Ich versuchte, den Würfen aufgrund der Lage der Aktionsräume und der protokollierten Angaben über den Fortpflanzungszustand einzelne Weibchen zuzuordnen. Dies gelang in etwa der Hälfte der Fälle. Unsicherheiten traten dann auf, wenn ein Ballungszentrum von Jungtieren mit den Aktionsräumen von 2 Weibchen zusammenfiel und die Angaben über den Fortpflanzungszustand der Weibchen es nicht erlaubten, deren Wurfzeiten zu ermitteln. Die im Kapitel Geburtsrate geäußerte Ansicht, daß etwa die Hälfte der adulten Weibchen in der Fortpflanzungsperiode zweimal werfen, bestätigte sich. Die Jungtiere aller Würfe eines Weibchens besitzen kleine, feste Aktionsräume, die auch mehrere Monate nach der Geburt mit denen der Weibchen zusammenfallen.

## Diskussion

### Niederschlag, Nahrungsangebot, Fortpflanzungsperiodik

Nach den bisherigen Ergebnissen scheinen in den Tropen die Niederschlagsperioden die Fortpflanzungsaktivität der Kleinsäuger zu bestimmen (Delany 1972). Die Niederschläge werden von einem erhöhten Vegetationswachstum begleitet. Änderungen der Tageslänge und der Temperatur sind kaum von Bedeutung. Es bleibt offen, ob Niederschlag und Nahrungsangebot unmittelbar die Fortpflanzungsaktivität beeinflussen, oder ob sie als Zeitgeber genotypisch fixierter endogener Zyklen wirken.

Auch in Semien ergrünt die Vegetation unmittelbar nach dem Einsetzen der Regenzeit. Das Nahrungsangebot verändert sich quantitativ und qualitativ. Von den Regenfällen werden die Kleinsäuger auch direkt betroffen. Bei heftigen Regengüssen sind viele Baue und Wechsel mit Wasser angefüllt. Die Tiere laufen Gefahr, durchnäßt zu werden.

*Arvicanthis abyssinicus* pflanzt sich hauptsächlich in der ersten Hälfte der Trockenzeit fort. In der Regenzeit ruht die Fortpflanzungstätigkeit. Die meisten Jungtiere durchlaufen ihre Entwicklung in der Trockenzeit. Sie wachsen rascher als diejenigen, deren Jugendentwicklung in die Regenzeit fällt. Die Biomasse der Population nimmt in der Trockenzeit am stärksten zu. Dies weist auf ein günstiges Nahrungsangebot hin. Die übrigen in der Gebirgssteppe lebenden Kleinsäuger pflanzen sich vorwiegend in der Regenzeit fort. Im Gegensatz zu diesen ist *Arvicanthis abyssinicus* ausgesprochen tagaktiv mit einer Aktivitätsspitze in den sonnigen Morgenstunden. Insbesondere die Jungtiere sind dünn behaart. Das Fell der anderen Arten ist hingegen sehr dicht. Aufgrund dieser Beobachtungen diskutiere ich, ob das Nahrungsangebot und die direkten Auswirkungen der Niederschläge als Faktoren in Frage kommen, welche die Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* beeinflussen. Das Gesamtangebot an pflanzlichem Futter ist in der zweiten Hälfte der Regenzeit am größten und damit kaum von entscheidender Bedeutung. Die Nahrungsansprüche von *Arvicanthis abyssinicus* sind im Detail nicht bekannt. Es ist denkbar, daß die rasch wachsende Population den nötigen Energiebedarf aus einer spezifischen Nahrungsquelle bezieht, die in der Trockenzeit besonders ergiebig ist, z. B. aus reifen Samen. Änderungen der biochemischen Zusammensetzung der Nahrung können die Fortpflanzungsperiodik ebenfalls bestimmen. Voraussetzung bleibt aber, daß für die neu hinzukommenden Jungtiere genügend Nahrung vorhanden ist.

Es ist möglich, daß das Futterangebot nicht der kritische Faktor ist. Für die tagaktive, dünn behaarte Art bestehen eventuell nur dann günstige Bedingungen für die Fortpflanzung, wenn nur wenig oder kein Niederschlag fällt und die Besonnung

intensiv ist. Im Gegensatz zu dieser Annahme steht die Beobachtung von NEAL (1967). In Uganda pflanzt sich *Arvicanthis* während des ganzen Jahres fort mit einer Spitze der Fortpflanzungsaktivität in der großen Regenzeit. Die abweichende Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis* in der Gebirgssteppe Semiens kann vielleicht als Anpassung an das Leben im Hochgebirge gedeutet werden. Das Nahrungsangebot ist hier weniger starken Schwankungen unterworfen als in den Tieflagen. Wenn *Arvicanthis* die feuchte Kälte schlecht erträgt — was Einzelbeobachtungen zeigten —, so ist die Regenzeit die ungünstigste Jahreszeit zur Aufzucht der Jungen. Eine Klärung der aufgeworfenen Fragen könnten Experimente bringen, die auf diesen Beobachtungen aufbauen.

## Vergleich der Dichteschwankungen von *Arvicanthis abyssinicus* und von paläarktischen Microtiden

Im Laufe der 10 Monate dauernden Untersuchung der Markierungspopulation von *Arvicanthis abyssinicus* stieg die Dichte auf mehr als das Dreifache an. Bei *Arvicanthis,* einer Muridenart, kommen Dichteschwankungen vor, wie sie ähnlich bei Microtiden der paläarktischen Natur- und Kultursteppen beschrieben wurden. Nach KREBS und MYERS (1974) sind für Anstiegsphasen von Microtidenpopulationen eine lange Fortpflanzungsperiode, eine geringe Mortalität und abnehmende Aktionsraumgrößen charakteristisch. Dies trifft auch für *Arvicanthis abyssinicus* zu. Bei anwachsenden Microtidenpopulationen beobachtet man weiter eine frühe sexuelle Reife der Jungtiere sowie eine starke Abwanderung. Letztere war in der *Arvicanthis*-Population gering. Die Jungtiere wurden sehr spät geschlechtsreif, obschon sie rasch heranwuchsen.

Für die Feststellung von Dichtezyklen wäre eine Untersuchungsdauer von 5 bis 10 Jahren nötig. NIEVERGELT (pers. Mitteilung) beobachtete bei seinen Aufenthalten in Semien in den Jahren 1966, 1968/69 und 1971 lokal große Konzentrationen von *Arvicanthis abyssinicus.* An diesen Orten stellte ich 1972/73 keine oder nur wenige Kleinsäuger fest. Die Dichteschwankungen der *Arvicanthis*-Population in der Gebirgssteppe verlaufen nicht synchron.

### Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich als Dissertation eingereicht. Sie wurde geleitet von Herrn Prof. Dr. H. BURLA und Herrn Dr. C. CLAUDE vom Zoologischen Museum der Universität.

Die Feldarbeit im Semien Mountains National Park führte ich in der Zeit vom September 1971 bis zum Mai 1973 durch, als ich im Auftrag der Ethiopian Wildlife Conservation Organization und des World Wildlife Fund diesem Park als Warden vorstand. Die Möglichkeit, in Semien zu arbeiten, verdanke ich Herrn Dr. B. NIEVERGELT, Arbeitsgruppe für Wildforschung der Universität Zürich, von dem ich auch zahlreiche Anregungen im Zusammenhang mit der Planung und Durchführung der Arbeit erhielt. Herr PD Dr. F. KLÖTZLI, Geobotanisches Institut der ETH, Zürich, stellte mir die Ergebnisse seiner klimatologischen und botanischen Untersuchungen in Semien zur Verfügung. Die Hescheler-Stiftung und die Schweizerische Stiftung für Alpine Forschungen übernahmen Unkosten für Materialanschaffungen und Transporte. Herr Dr. F. H. SCHWARZENBACH von der Stiftung für Alpine Forschungen beriet mich überdies bei der Planung der Arbeit. Die Durchführung der Feldarbeit neben meiner Vollanstellung als Park Warden war mir möglich, weil mich meine Frau SIBYLLA tatkräftig unterstützte.

Herr Prof. Dr. F. HAMPEL, Fachgruppe für Angewandte Statistik der ETH, Zürich, beriet mich bei der statistischen Auswertung der Resultate, insbesondere bei der Bestimmung der Aktionsraumgrößen und der absoluten Dichte. Die damit zusammenhängenden Berechnungen wurden großenteils von Herrn J.-D. TACIER auf dem ETH-Computer durchgeführt.

## Zusammenfassung

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung bestand darin, die Jahresperiodik der Fortpflanzung von *Arvicanthis abyssinicus* in der Gebirgssteppe des Semien Mountains National Park (Äthiopien) zu erfassen und die Beziehungen zwischen der Fortpflanzungsperiodik und weiteren Populationsmerkmalen wie Generationenfolge, Dichte und Biomasse zu beschreiben.

Das Untersuchungsgebiet liegt auf 3700 m ü. M. Die Temperaturverhältnisse sind typisch afroalpin. Die Regenzeit fällt in die Monate Juni bis September.

*Arvicanthis abyssinicus* war die häufigste Kleinsäugerart in der Gebirgssteppe. Regelmäßig gefangen wurden auch *Stenocephalemys griseicauda, Otomys typus, Lophuromys flavopunctatus* und *Dendromus lovati.*

*Arvicanthis abyssinicus* wurde in erster Linie mit der Markierungsfangmethode untersucht. Auf einem rechteckigen Feld mit 100 Fallen wurde jeden Monat eine Fangaktion durchgeführt.

*Arvicanthis abyssinicus* pflanzte sich hauptsächlich in der ersten Hälfte der Trockenzeit fort. In der Regenzeit unterblieb im Gegensatz zu den übrigen Nagern die Fortpflanzungsaktivität.

Beobachtungen über die Alterszusammensetzung, die Mortalität und die Natalität lieferten die Grundlagen zur Beschreibung der Generationenfolge. Es konnten drei Kohorten unterschieden werden, von denen nur die beiden ersten noch in derselben Fortpflanzungsphase geschlechtsreif wurden. Die Lebenserwartung für 1 Monat alte Tiere war mit 7 bis 8 Monaten hoch. Der Turn-over der Population erfolgte langsam. Die Mortalität aller Altersklassen war relativ gering. Der Einfluß der Raubtiere auf die Mortalität blieb unbedeutend.

Die absolute Dichte wie auch die Biomasse wuchsen im Verlauf der Untersuchung auf mehr als den dreifachen Anfangsbetrag an. Die Werte für die absolute Dichte lagen zwischen 65 und 250 Tieren pro Hektar, diejenigen für Biomasse zwischen 4900 und 16 500 g pro Hektar.

Die Aktionsraumgröße, eine Grundlage zur Schätzung der absoluten Dichte, wurde nach der Methode von Jennrich and Turner (1969) ermittelt, die auf der Determinanten der Kovarianz-Matrix der Fangpunkte beruht. Da diese Methode die Unterschätzung der wahren Aktionsraumgrößen durch kleine Fallenfelder nicht berücksichtigt, wurden die beobachtbaren Aktionsraumgrößen korrigiert. In der Regenzeit maßen die Aktionsräume der adulten Männchen 2750 m², diejenigen der Weibchen und Jungtiere 950 m², in der Trockenzeit waren die Aktionsräume mit 1400 respektive 600 m² bei einer höheren Dichte deutlich kleiner. Die Aktionsräume der Männchen wie auch jene der Weibchen überlappen stark, jene der Jungtiere fallen während mehreren Monaten mit denen ihrer Mutter zusammen.

Es wird diskutiert, ob die Niederschläge direkt oder über das Nahrungsangebot die Fortpflanzungsperiodik von *Arvicanthis abyssinicus* beeinflussen. Das Futterangebot scheint in der Regenzeit wie in der Trockenzeit für einen Populationszuwachs auszureichen. Einzelbeobachtungen lassen annehmen, daß die tagaktive, dünnbehaarte Art feuchte Kälte schlecht erträgt, und die Bedingungen für die Jungenaufzucht in der Regenzeit ungünstig sind.

*Arvicanthis abyssinicus* zeigt ähnliche Dichteveränderungen wie sie von Microtiden der paläarktischen Steppen beschrieben wurden. Während bei zunehmenden Microtidenpopulationen die Jungtiere früh geschlechtsreif werden und die Abwanderung groß ist, beobachtete ich jedoch bei *Arvicanthis abyssinicus* eine späte Geschlechtsreife und eine geringe Abwanderung.

## Summary

*Population ecology of Arvicanthis abyssinicus in the steppe of the Semien Mountains National Park (Ethiopia)*

It was the aim of the study to describe the annual reproductive cycle of *Arvicanthis abyssinicus* populations living in the steppe of the Semien Mountains National Park (Ethiopia). Furthermore, I investigated the relations between the reproductive cycle and other populations parameters, such as dynamics of generations, density and biomass.

The study area is situated at 3700 metres. The temperature conditions are typically afroalpine. The rains last from June to Septembre.

*Arvicanthis abyssinicus* was the most frequent small mammal of the mountain-steppe. In addition, I captured regularly *Stenocephalemys griseicauda, Otomys typus, Lophuromys flavopunctatus* and *Dendromus lovati.*

I investigated *Arvicanthis abyssinicus* mainly by the capture-recapture method. On a rectangular field with 100 traps, I captured on 4 days a month.

In *Arvicanthis abyssinicus* breeding took place mainly in the first half of the dry season. Differing to the other mammals, reproduction stopped during the rains.

Observations on age distribution, mortality and natality were collected for the understanding of the population's turn over. I distinguished three different cohorts. Only animals of the first two cohorts attained sexual maturity within the periode of reproduction in which they were born. Life expectancy for animals, one month old, was 7 to 8 months. Mortality was low in all age classes. The effects of predation on mortality seemed to be unimportant. The result was a slow turn over.

The initial density and biomass triplicated during the periode of the study. The density varied from 65 to 250 animals a hectare, the biomass from 4900 to 16 500 g a hectare.

The size of the range was calculated after the method of Jennrich and Turner (1969), which is based on the determinant of the covariance-matrix of the capture points. This method however doesn't considerate, that home ranges are underestimated, when the grid of the catching sites is small. Therefore, the observed home ranges' sizes were corrected. During the rains, I recorded home ranges of 2750 $m^2$ for the males and of 950 $m^2$ for the females and juveniles. In the dry season, home ranges were 1400 $m^2$ and, respectively, 600 $m^2$. The ranges of the adults were overlapping very much. The young animals stayed with their mothers for a long time.

It is discussed, whether the rains are influencing the reproductive cycle directly or through the supply of food. The food supply seems to be sufficient for an increasing number and biomass throughout the year. But there are hints, that *Arvicanthis abyssinicus,* which is active during day time only and bears a thin coat, suffers from the moist cold. Therefore, conditions for breeding and raising the offspring might be best during the dry season.

The changes in density of *Arvicanthis abyssinicus* are similar to that of the voles in palaearctic steppes. In increasing vole populations however sexual maturity is attained at an early age and dispersal is important, whilst in *Arvicanthis abyssinicus* sexual maturity is late and dispersal ineffective.

## Literatur

Brambell, F. W. R.; Davis, D. H. S. (1941): Reproduction of the multimammate Mouse *(Mastomys erythroleucus* Temm.) of Sierra Leone. Proc. zool. Soc. Lond. 111, 1—11.

Brown, L. (1970): African Birds of Prey. 1—320. London: Collins.

Chapman, B. M.; Chapman, R. F.; Robertson I. A. D. (1959): The growth and breeding of the multimammate Rat *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) in Tanganyika Territory. Proc. zool. Soc. Lond. 133, 1—9.

Coe, M. J. (1967): The ecology of the alpine zone of Mount Kenia. 1—136. The Hague: Junk.

Corbet, M. J.; Yalden, D. W. (1972): Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia. Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology 22, 213—252.

Delany, M. J. (1964): A study of the ecology and breeding of small mammals in Uganda. Proc. zool. Soc. Lond. 112, 347—370.

Delany, M. J.; Kansiimeruhanga, W. D. K. (1970): Observations on the ecology of rodents on a small arable plot near Kampala, Uganda. Rev. zool. Bot. Afr. 81, 417—425.

Delany, M. J. (1971): The biology of small rodents in Mayanja Forest, Uganda. J. Zool. Lond. 165, 85—129.

— (1974): The ecology of small mammals. Studies in Biology No. 51, 1—60. London: Arnold.

— (1972): The ecology of small mammals in tropical Africa. Mammal Review 2, 1—42.

Dieterlen, F. (1967a): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil 1. Zool. Jb. Syst. 94, 369—426.

— (1967b): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil 1. Z. Säugetierkunde 32, 1—44.

— (1969): *Dendromus kahuziensis* (Dendromurinae, Cricetidae, Rodentia) — eine neue Art aus Zentralafrika. Z. Säugetierkunde 34, 348—352.

Drost, J. (1972): Notes sur quelques rongeurs observés en Ethiopie. Mammalia 36, 182—192.

Eisentraut, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kamerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen. Zool. Jb. Syst. 85, 619—672.

Hanney, P. (1964): The harsh-furred rat in Nyasaland. J. Mammalogy 45, 345—358.

Hedberg, O. (1964): Features of afroalpine plant ecology. Acta Phytogeographica Suecica 49, 1—144.

Jackson, C. H. N. (1939): The analysis of an animal population. J. Anim. Ecol. 8, 238 to 246.

Jennrich, R. I.; Turner, F. B. (1969): Measurement of non-circular home range. J. Theoret. Biol. 22, 227—237.

Klötzli, F. (1975): Zur Waldfähigkeit der Gebirgssteppen Hoch-Semiens (Nordäthiopien). Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Dtl. **34**, 131—147.

Krebs, Ch. J.; Myers, J. (1974): Population Cycles in Small Mammals. Advances in Ecological Research **8**, 267—399.

Mesfin Wolde-Mariam (1972): An introductory geography of Ethiopia. 1—215. Addis Abeba: Berhanena Selam Printing Press.

Messerli, B.; Stähli, P.; Zurbuchen, M. (1975): Eine topographische Karte aus dem Hochgebirge Semiens, Äthiopien. Fachblatt für Vermessung, Photogrammetrie, Kulturtechnik.

Misonne, X. (1963): Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines. Explor. Parc. nat. Albert. Deux. Sér. **14**, 1—164.

Müller, J. P. (1972): Die Verteilung der Kleinsäuger auf die Lebensräume an einem Nordhang im Churer Rheintal. Z. Säugetierkunde **37**, 257—286.

— (1974): Provision of a warden for the Semien Mountains National Park. World Wildlife Fund Year Book 1972/73, 78—84.

Neal, B. R. (1967): The ecology of small rodents in the grassland community of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. Ph. D. Thesis, University of Southhampton.

Nievergelt, B. (1969): Semien, eine bedrohte Berglandschaft in Äthiopien. Berge der Welt **7**, Schweiz Stift. f. Alpine Forschungen.

— (1970): The Walia Ibex of Ethiopia and its annual reproductive cycle. Transactions of the 6. International Congress of Game Biologists, Moscow, 868—871.

— (1974): A comparison of rutting behaviour and grouping in the Ethiopian and Alpine Ibex. International Symposium on the Behaviour of Ungulates and its relation to management. University of Calgary, 324—339.

Petrusewicz, K.; Andrezejewski, R. (1962): Natural history of a free-living population of house mice *(Mus musculus* L.) with particular reference to groupings within the population. Ekol. Pol. A, **10**, 85—122.

Petter, F. (1972): Deux rongeurs nouveaux d'Ethiopie *Stenocephalemys griseicauda* sp. n. et *Lophuromys melanonyx* sp. n. Mammalia **36**, 171—181.

Pucek, Z.; Ryszkowski, L.; Zejda, J. (1970): Estimation of average length of life in bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1870). Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford 1968, 187—201.

Quilici, M.; Ranque, P.; Camerlynk, P. (1969): Elevage au laboratoire d'*Arvicanthis niloticus* (Desmarest, 1822). Mammalia **33**, 345—347.

Rahm, U. (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. Rev. Suisse Zool. **77**, 635—646.

Reichstein, H. (1967): Populationsstudien an steppenbewohnenden Nagetieren Ostafrikas. Z. Säugetierkunde **32**, 309—313.

Rueppell, E. (1842): Säugetiere aus der Ordnung der Nager, beobachtet im nordöstlichen Africa. Mus. Senckenberg **3**, 1—116.

Sheppe, W. A. (1973): Notes on the Zambian rodents and shrews. The Puku, Occ. Papers Dept. Wildlife, Fisheries and National Parks, Zambia, **7**, 167—190.

Southern, H. N.; Hook, O. (1963): Notes on breeding of small mammals in Uganda and Kenia. Proc. zool. Soc. Lond. 140, 503—515.

Stickel, L. F. (1954): A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. J. Mammal. **35**, 1—15.

Svarc, S. S.; Bol'sakov, V. N.; Olenev, V. G.; Pjastolova, O. A. (1970): Populations dynamics of rodents from northern and mountainous geographical zones. Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford, 1968, 205—220.

Werdecker, J. (1958): Untersuchungen in Hochsemien. Mitt. der geograph. Ges. Wien **100**, 58—66.

Wojciechowska, B. (1970): Fluctuations in numbers and intrapopulation relations in *Microtus arvalis* (Pall.) in agrocenose. Proceedings of IBP Meeting on secondary productivity in small mammal populations, Oxford 1968, 75—79.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Jürg P. Müller, Bündner Naturhistorisches Museum, Grabenstraße 10, CH-7000 Chur/Schweiz

# Vergleichende biometrische Untersuchungen am Schädel von Festlands- und Inselpopulationen der Wanderratte (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769)

Von R. Podloucky

*Aus dem Zoologischen Institut und Zoologischen Museum der Universität Hamburg*

*Eingang des Ms. 26. 11. 1975*

## Einleitung

Deutliche Resistenzunterschiede gegenüber Cumarinderivaten bei Insel- (Norderney, Borkum) und Festlandspopulationen (Stade) der Wanderratte (Telle 1971, 1972) lassen genetische Differenzen zwischen diesen Populationen vermuten. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob neben diesen physiologischen auch morphologische Merkmalsdifferenzen nachzuweisen sind. Bisherige Untersuchungen anhand einer Schädelanalyse haben bei einer Reihe von Säugetieren, u. a. auch bei Nagern (z. B. Pietsch 1970 bei Bisamratten), signifikante Merkmalsunterschiede zwischen Populationen, insbesondere auf Inseln, ergeben (Lit. s. Mayr 1967). Vergleichbare Befunde für die Wanderratte fehlen bisher. Erste allometrische Untersuchungen an Schädeln von Wander- und Laborratten führten zu keinen eindeutigen Differenzen (Sorbe und Kruska 1975).

## Material und Methode

Vermessen wurden jeweils 60 Schädel (30 ♂♂, 30 ♀♀) von den folgenden vier in Niedersachsen (BRD) liegenden Fangstellen: Müllplatz Nienburg, Müllplatz Stade-Riensförde, Müllplatz Borkum und Müllplatz Norderney-Südstrandpolder. Nach Telle (mdl.) stammen die Wanderratten aller vier Fangorte aus jeweils „anonymen Rudeln". Telle (1966) versteht unter solchen bei hoher Populationsdichte entstehenden „anonymen Rudeln" Rattenverbände, in denen sich die Angehörigen nicht mehr erkennen, wobei gleichzeitig mit zunehmender Rudelgröße die Bereitschaft zur Revierverteidigung gegenüber Fremdratten absinkt.

Sämtliche Schädel stammen von adulten Tieren. Als Kriterium für ihre Abgrenzung gegenüber Jungtieren wurde nicht der Abkauungszustand der Molaren gewertet, da dieser bei der auf Müllplätzen oft unüblichen Nahrung bei gleichem Alter recht unterschiedlich ausfallen kann, sondern ein Mindestgewicht von 200 g unter Ausschluß gravider ♀♀.

Von jedem Schädel wurden die folgenden vier Maße nach Duerst (1926), z. T. etwas abgeändert, genommen:

1. Schädellänge: vom Opisthion bis zum Vorderrand des Praemaxillare.
2. Diastemalänge: vom aboralen Alveolenrand des Incisivus bis zum oralen Alveolenrand des $M^1$.
3. Hirnhöhlenlänge: vom Opisthion bis zum vordersten Punkt der Lamina cribrosa.
4. Jochbogenbreite: Abstand zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Jochbögen am oralen Ende der Processus zygomatici der Squamosa.

Jede Messung wurde dreimal ausgeführt. Die Maße 1, 3 und 4 wurden mit einer Schublehre bei einer Ablesegenauigkeit von 0,1 mm gemessen, Maß 2 mit einem Stechzirkel, wobei auf 0,1 mm geschätzt wurde.

Die Schädellänge gilt nach Duerst (1926) als das Hauptmaß zur Charakteristik des Schädels und wurde deshalb als Bezugsgröße verwendet. Da Gesichts- und Hirnschädel recht unterschiedliche Größenabhängigkeiten zeigen (Bährens 1961; Breitwieser 1969;

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 173—179

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Hückinghaus 1961; Klatt 1951; Moore 1966; Röhrs 1959; Starck 1954), sollen die Diastemalänge den Gesichtsschädel, die Hirnhöhlenlänge den Hirnschädel repräsentieren. Auf die Bedeutung der Jochbogenbreite als Maß für die Breite von Säugerschädeln haben u. a. Duerst (1926) und Breitwieser (1969) bereits hingewiesen.

Die Länge der oberen Molarenreihe zeigte innerhalb der Populationen keine gesicherte Beziehung zur Schädellänge (Allometrieexponent a = 0,01 — 0,09), eine Tatsache, auf die auch Mohr (1950) und Breitwieser (1969) bei anderen Rodentiern hingewiesen haben. Dieses Maß soll daher außer Betracht bleiben.

Die Formeln für den Vergleich der Schädellängen wurden Sachs (1969) entnommen.

Um Proportionsunterschiede zu erkennen, wurde die Beziehung zwischen der Schädellänge und den übrigen Maßen untersucht. Für jedes Maßpaar und jede Population wurde die Allometrieformel $y = b \cdot x^a$ berechnet, die logarithmiert folgende Geradengleichung ergibt: $\log y = \log b + a \log x$ (Kreyszig 1968; Sachs 1969; Weber 1964). Die Signifikanz von Differenzen im Anstieg wurde mit einem t-Test, die von Unterschieden in der Lage durch Berechnen der Konfidenzbereiche für die einzelnen Geraden geprüft (Kreyszig 1968).

Die Berechnung geschlechtsspezifischer Allometriegeraden in den einzelnen Populationen ergab nur für die Jochbogenbreite der Stader und Norderneyer Wanderratten schwach signifikante Unterschiede zwischen den ♂♂ und ♀♀ (Podloucky 1974). Da in beiden Geschlechtern sonst keine Differenzen auftraten, wurden sie in der statistischen Analyse vereinigt.

## Ergebnisse

Wie Tab. 1 und Abb. 1 zeigen, besitzen die Wanderratten der Insel Borkum signifikant kürzere Schädel als die der Festlandspopulationen von Stade und Nienburg.

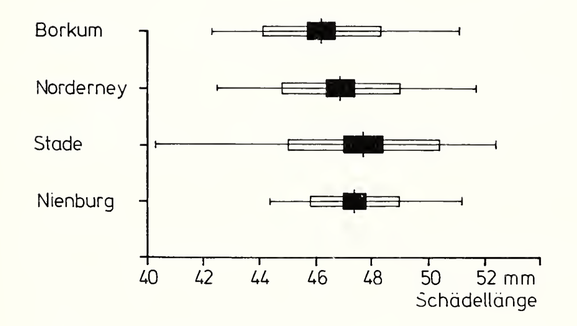



*Abb. 1.* Variationsbreite, Mittelwert mit 95 %-Konfidenzintervall (schwarz) und Standardabweichung (umrandet) für die Schädellänge

Diese stimmen in ihrer Schädellänge annähernd überein. Eine Zwischenstellung nehmen die Ratten von Norderney ein, deren Unterschiede sich jedoch weder von Borkum noch von den Festlandsratten statistisch absichern lassen.

Wesentlich aussagekräftiger ist der Vergleich von Schädelproportionen zwischen den Populationen. Tab. 2 gibt die Allometriekonstanten und Korrelationskoeffizien-

*Tabelle 1*

**Absolute Schädellänge**

| Population | n | $\bar{x} \pm$ VB | Min—Max | s |
|---|---|---|---|---|
| Borkum | 60 | 46,20 ± 0,54 | 42,3 — 51,1 | ± 2,11 |
| Norderney | 60 | 46,95 ± 0,53 | 42,5 — 51,7 | ± 2,05 |
| Stade | 60 | 47,69 ± 0,70 | 40,3 — 52,4 | ± 2,73 |
| Nienburg | 60 | 47,43 ± 0,41 | 44,4 — 51,2 | ± 1,58 |

n = Stichprobenumfang; $\bar{x}$ = Mittelwert; VB = Vertrauensbereich für den Mittelwert bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %; s = Standardabweichung.

*Tabelle 2*

**Allometriekonstanten für die Schädel der vier untersuchten Populationen**

| Maße, korreliert mit der Schädellänge | n | a | log b | r | zw bei 0,1 % |
|---|---|---|---|---|---|
| Diastemalänge | | | | | |
| Nienburg | 60 | 1,12729 | — 0,74657 | 0,85812 | 0,42 |
| Stade | 59 | 1,14409 | — 0,77465 | 0,94768 | 0,42 |
| Norderney | 60 | 1,21616 | — 0,88720 | 0,92718 | 0,42 |
| Borkum | 60 | 0,98601 | — 0,50596 | 0,89757 | 0,42 |
| Hirnhöhlenlänge | | | | | |
| Nienburg | 60 | 0,85047 | + 0,02837 | 0,91723 | 0,42 |
| Stade | 59 | 0,82349 | + 0,07467 | 0,96163 | 0,42 |
| Norderney | 60 | 0,79458 | + 0,12022 | 0,94749 | 0,42 |
| Borkum | 60 | 0,97939 | — 0,19216 | 0,91037 | 0,42 |
| Jochbogenbreite | | | | | |
| Nienburg | 60 | 0,95089 | — 0,22115 | 0,73320 | 0,42 |
| Stade | 59 | 1,15811 | — 0,56256 | 0,89813 | 0,42 |
| Norderney | 60 | 0,95390 | — 0,21754 | 0,84606 | 0,42 |
| Borkum | 60 | 0,87365 | — 0,07644 | 0,81275 | 0,42 |

ten zwischen der Schädellänge und den drei übrigen Maßen wieder. Diese sind in allen Populationen mit der Schädellänge bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,1 % positiv korreliert.

Erwartungsgemäß sind die Unterschiede zwischen den beiden Festlandspopulationen Nienburg und Stade gering. Lediglich im Bereich der Jochbogenbreite lassen sich geringfügige Differenzen im Anstieg der Allometriegeraden feststellen: Die Nienburger Wanderratten haben bei größeren Schädeln geringere Jochbogenabstände als vergleichbare Ratten aus Stade.

Deutlicher sind die Unterschiede zwischen den beiden Inselpopulationen Norderney und Borkum. Die Allometriegeraden für die Diastemalänge divergieren („Divergenz", „Konvergenz", s. Bohlken 1962), d. h. die Konfidenzbereiche decken sich bei mittelgroßen Schädeln völlig, weichen aber bei größeren Schädeln auseinander: Die Borkumer Ratten mit größeren Schädellängen sind kurzschnäuziger als solche von Norderney. Die Allometriegeraden der Hirnhöhlenlänge verhalten sich konvergent zueinander. Nur im Bereich kleinerer Schädel haben die Ratten von Borkum eine signifikant kürzere Hirnhöhle als die von Norderney. Die Allometriegeraden für die Jochbogenbreite verlaufen parallel. Unterschiede bestehen nur in der Integrationskonstanten b („Transposition", s. Meunier 1959). Bei gleicher Größenabhängigkeit von der Schädellänge besitzen die Borkumer Ratten durchschnittlich größere Jochbogenabstände als entsprechende von Norderney.

Der Vergleich zwischen den Insel- und Festlandspopulationen führt zu folgenden Ergebnissen: Die Norderneyer Wanderratten sind durch ein größeres Diastema gekennzeichnet, als es die Ratten von Nienburg und Stade bei gleicher Schädelgröße haben (Transposition, Abb. 2). Dagegen zeigen sich bei den Hirnhöhlenlängen keine signifikanten Unterschiede (Abb. 3). Die Allometriegeraden für die Jochbogenbreiten verlaufen bei den Populationen Norderney und Nienburg mit signifikantem Abstand parallel (Transposition, Abb. 4), die Norderneyer Ratten besitzen größere Jochbogenabstände. Zwischen den Ratten von Norderney und Stade bestehen zwar

signifikante Differenzen im Anstieg der Geraden, jedoch überschneiden sich die Konfidenzbereiche bei gleich großen Schädeln völlig.

Die Allometriegeraden für die Diastemalänge der Populationen von Borkum und Nienburg zeigen keine signifikanten Unterschiede, die von Borkum und Stade kon-

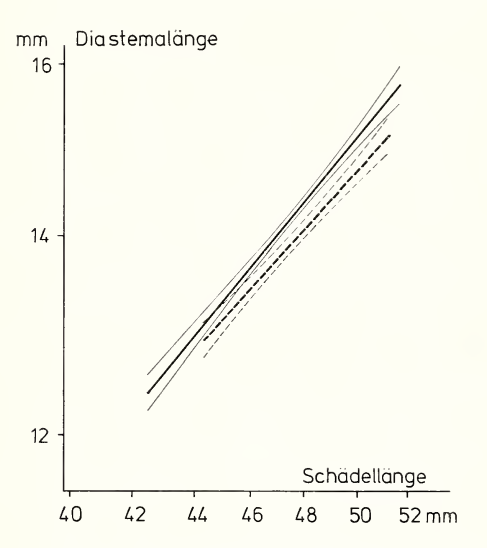



*Abb. 2.* Population Nienburg (- - -) und Norderney (———). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Diastemalänge/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung

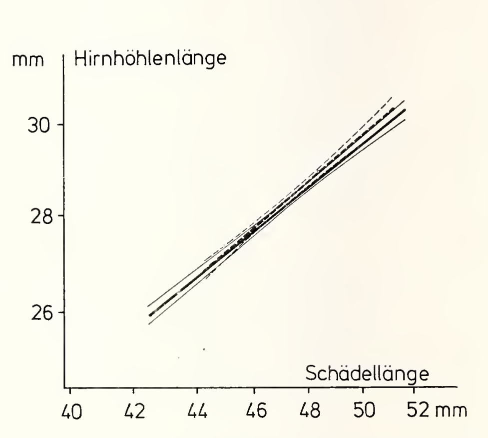



*Abb. 3.* Population Nienburg (- - -) und Norderney (———). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Hirnhöhlenlänge/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung

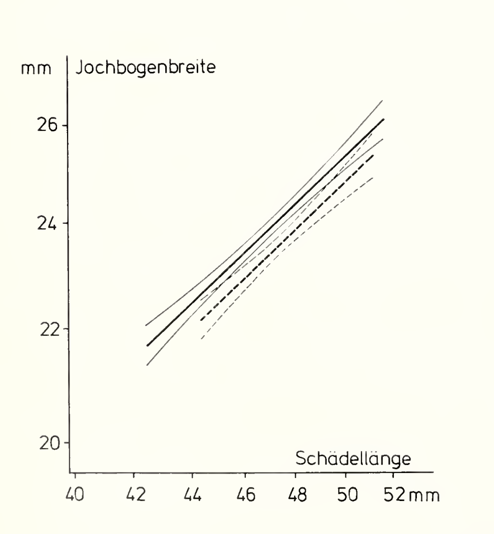



*Abb. 4.* Population Nienburg (- - -) und Norderney (———). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Jochbogenbreite/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung

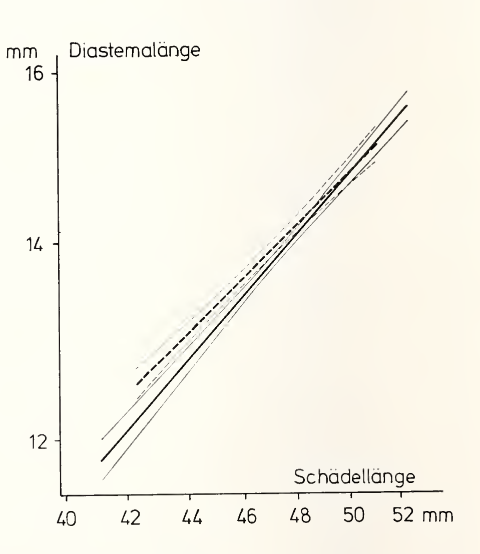



*Abb. 5.* Population Stade (———) und Borkum (- - -). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Diastemalänge/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung

vergieren deutlich (Abb. 5). Die Hirnhöhlenlänge der Borkumer Ratten ist im Bereich kleinerer Schädel signifikant kürzer als die der untersuchten Festlandsratten; zwischen den Allometriegeraden liegt Konvergenz vor (Abb. 6). Die Jochbogenbreite läßt die sichtbarsten Differenzen erkennen. Ein verhältnismäßig großer Abstand befindet sich zwischen den entsprechenden, parallel verlaufenden Geraden von Borkum und Nienburg (Transposition), während die Geraden von Borkum und Stade konvergieren (Abb. 7). Die Borkumer Wanderratten zeichnen sich durch allgemein größere Jochbogenabstände aus, wobei dieses Merkmal bei dem Vergleich mit den Stader Ratten nicht so deutlich hervortritt.

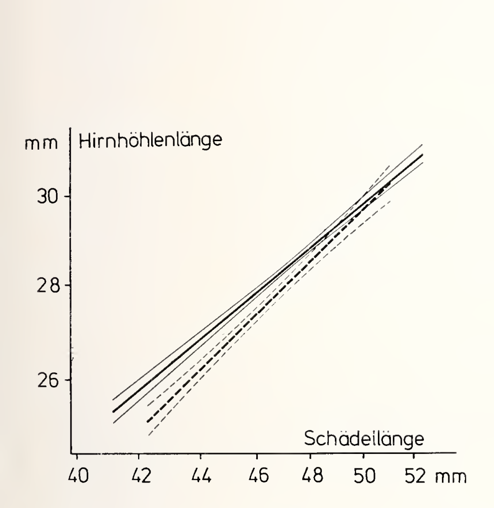



*Abb. 6.* Population Stade (———) und Borkum (- - -). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Hirnhöhlenlänge/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung.

*Abb. 7.* Population Stade (———) und Borkum (- - -). Allometriegeraden (dicke Linien) und Konfidenzbereiche (dünne Linien) für die Beziehung Jochbogenbreite/Schädellänge. Doppelt logarithmische Auftragung.

## Diskussion

Die in der vorliegenden Untersuchung gefundenen Allometrien am Schädel von *Rattus norvegicus* entsprechen in ihrer Tendenz den bei anderen Säugern festgestellten Ergebnissen: positive Allometrie am Gesichtsschädel (Diastema) und negative Allometrie am Hirnschädel (Hirnhöhlenlänge) und in der Jochbogenbreite (Bährens 1961; Klatt 1951; Pietsch 1970; Rensch 1954; Starck 1954). Eine Ausnahme macht allerdings die Jochbogenbreite der Stader Ratten, die einen positiven Allometrieexponent besitzt (Tab. 2), und die Diastemalänge der Borkumer Population, deren Allometriegerade nahezu isometrisch verläuft. Entsprechend liegt der Allometrieexponent für die Hirnhöhlenlänge mit 0,98 (Tab. 2) verhältnismäßig hoch, auch diese Gerade hat einen nahezu isometrischen Verlauf.

Die Ergebnisse der drei untersuchten Maßkombinate zur Erfassung von Schädelproportionen zeigen, daß die Differenzen zwischen den Populationen mit steigendem Isolationsgrad wachsen: Weitgehende Übereinstimmung besteht zwischen den Ratten von Stade und Nienburg, die durch keine geographische Barriere getrennt sind. Von diesen unterscheiden sich deutlicher die Ratten von Norderney, einer Insel, die 3 km vom Festland entfernt liegt und bei Ebbe nur durch einen schmalen Priel getrennt

ist, der bei entsprechenden Windverhältnissen sogar leerlaufen soll. Daß Wanderratten in der Lage sind, selbst Entfernungen von 4,5 km durch das Watt zurückzulegen, hat das Beispiel der Besiedlung der Hallig Norderoog in den vierziger Jahren gezeigt (HEROLD 1953). Die deutlichsten Unterschiede sind zwischen den Ratten von Borkum und den übrigen Populationen zu finden. Die geringste Entfernung dieser Insel zum Festland beträgt 11 km. Auch bei Ebbe bildet hier der breite Strom der Wester- bzw. Osterems eine Schranke, die von Wanderratten nur schwerlich aktiv überwunden werden kann. Dennoch reichen die in diesem Fall gefundenen Merkmalsdifferenzen nicht zur Abgrenzung einer Unterart aus, obwohl bei zwei anderen Wirbeltierarten für Borkum besondere Subspezies beschrieben worden sind: beim Kaninchen *Oryctolagus cuniculus borkumensis* (D. L. HARRISON 1952) und beim Rebhuhn *Perdix perdix borkumensis* (J. G. HARRISON 1952, zit. in D. L. HARRISON). Die Abtrennung als Unterart geschah bei beiden Arten lediglich aufgrund ihrer abweichenden Fell- bzw. Gefiederfärbung.

Die, bedingt durch die Isolation Borkums, festgestellten Schädeldifferenzen werden noch durch die von SORBE und KRUSKA (1975) an Wanderrattenschädeln aus dem Raum Hannover ermittelten Werte gestützt. Die Allometrieexponenten der drei vergleichbaren Schädelproportionen weichen nicht wesentlich von den Werten der Nienburger, Stader und Norderneyer Rattenpopulationen ab, zeigen aber in allen drei Fällen die deutlichsten Unterschiede zu den Borkumer Wanderratten.

## Danksagung

Für die Bereitstellung des Materials und die Anregung zu dieser Arbeit bin ich Herrn Dr. TELLE, damaliger Leiter der Abt. f. hygienische Schädlingsbekämpfung des Landes Niedersachsen in Stade, zu Dank verpflichtet. Mein besonderer Dank gilt Frau Prof. Dr. OBOUSSIER (Zoologisches Institut u. Zoologisches Museum der Universität Hamburg), die nach dem Tode Dr. TELLES mit wertvollen Ratschlägen zum Gelingen dieser Arbeit beitrug. Für hilfreiche Hinweise bei den statistischen Methoden habe ich Frl. E. WAHL (Biologische Anstalt Helgoland) zu danken.

## Zusammenfassung

Die Schädel von 4 Wanderrattenpopulationen aus Niedersachsen — zwei Festlands- und den Inselpopulationen Borkum und Norderney — werden in ihrer Länge und in ihren Allometriegeraden von Diastema- und Hirnhöhlenlänge und der Jochbogenbreite bezogen auf die Schädellänge verglichen.

Da nur bei der Jochbogenbreite bei zwei Populationen geringfügige signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern auftraten, wurden ♂♂ und ♀♀ in der Analyse nicht voneinander getrennt.

Die drei untersuchten Schädelproportionen ergaben für die beiden Festlandspopulationen verhältnismäßig gute Übereinstimmung. Abweichungen zeigten sich bei den Inselpopulationen, weniger stark ausgebildet bei der Insel Norderney, sehr deutlich ausgeprägt bei der Insel Borkum. Der Grad der Divergenz scheint somit mit zunehmender Isolation zu wachsen.

## Summary

*Comparative biometrical investigations on skulls of the Norway Rat (Rattus norvegicus Berkenhout, 1769) from continental and island populations*

The skulls of four populations of the Norway Rat from Lower Saxony (Federal Republic of Germany) — two continental and two island populations (islands of Borkum and Norderney, North Sea) — were compared as to their total length and their allometric values for the diastema length, brain-cavity length and the external distance between the zygomatic arches.

Since only the values for the latter characteristic prooved to differ between sexes in two populations, ♂♂ and ♀♀ were treated in common in the following analyses.

The two continental populations exhibited a relatively close conformity. However, significant morphometric differences were found analysing the island populations. Divergencies were marked in comparisons of the Borkum population with those from the remaining three sites and less in the corresponding studies on the Norderney animals. It can be concluded that there is a correlation between the degree of interpopulation differences and the increase of isolation.

## Literatur

Bährens, D. (1961): Zur Bedeutung allometrischer Untersuchungen für das Studium innerartlicher Variabilität des Schädels von Musteliden. Z. Säugetierkunde **26**, 154—157.

Bohlken, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus, 1827. Morph. Jb. **103**, 509—661.

Breitwieser, B. (1969): Untersuchungen zur innerartlichen Variabilität des Schädels von *Bathyergus suillus suillus* (Schreber, 1782, Mammalia, Rodentia, Bathyergidae). Z. Säugetierkunde **34**, 321—347.

Duerst, J. U. (1926): Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Säugern. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. VII, T. 1. Ed. Abderhalden.

Harrison, D. L. (1952): A new subspecies of the rabbit *(Oryctolagus cuniculus* Linnaeus) from Borkum island, in North-West Germany. Ann. Mag. nat. Hist. (12) **5**, 676—678.

Herold, W. (1953): Über Wanderbewegungen der Wanderratte *(Rattus norwegicus* Erxl.). Anz. f. Schädlingskd. **26**, 73—78.

Hückinghaus, F. (1961): Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia. Z. Säugetierkunde **26**, 142—146.

Klatt, B. (1951): Die theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. Biol. Gen. **19**, 51—89.

Kreyszig, E. (1968): Statistische Methoden und ihre Anwendungen. 3. Aufl. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Meunier, K. (1959): Die Allometrie des Vogelflügels. Z. wiss. Zool. **161**, 444—482.

Mohr, E. (1950): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. 2. Aufl. Jena: G. Fischer.

Moore, W. J. (1966): Skull growth in the albino rat *(Rattus norvegicus).* J. Zool., Lond. **149**, 137—144.

Pietsch, M. (1970): Vergleichende Untersuchungen an Schädeln nordamerikanischer und europäischer Bisamratten *(Ondatra zibethicus* L., 1766). Z. Säugetierkunde **35**, 257—288.

Podloucky, R. (1974): Biometrische Untersuchungen am Schädel der Wanderratte *(Rattus norvegicus),* ein Vergleich verschiedener Populationen. Hamburg (Dipl.-Arb. i. Fachbereich Biologie d. Universität Hamburg).

Rensch, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl. Stuttgart: Enke.

Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1—95.

Sachs, L. (1969): Statistische Auswertungsmethoden. 2. Aufl. Berlin — Heidelberg — New York: Springer.

Sorbe, D.; Kruska, D. (1975): Vergleichende allometrische Untersuchungen an den Schädeln von Wander- und Laborratten. Zool. Anz., Jena, **195**, 124—144.

Starck, D. (1954): Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugerschädels. Z. wiss. Zool. **157**, 169—219.

Telle, H.-J. (1966): Beitrag zur Kenntnis der Verhaltensweise von Ratten, vergleichend dargestellt bei *Rattus norvegicus* und *Rattus rattus.* Z. Angew. Zool. **53**, 129—196.

— (1971): Resistence to Warfarin of the brown rat *(Rattus norvegicus)* in Germany. WHO VBC/71.331.

— (1972): Resistenz von Wanderratten gegenüber Warfarin in der Bundesrepublik Deutschland. Anz. f. Schädlingskd. u. Pflanzenschutz **45**, 17—20.

Weber, E. (1964): Grundriß der biologischen Statistik. 5. Aufl. Jena: G. Fischer.

*Anschrift des Verfassers:* Dipl.-Biol. Richard Podloucky, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

# Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Gemsen im Schweizerischen Jura

Von H. C. Salzmann

*Aus dem Zoologischen Institut der Universität und dem Naturhistorischen Museum Bern*

*Eingang des Ms. 23. 4. 1976*

## Einleitung

Die Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) im schweizerischen und französischen Jura besteht heute vermutlich aus über 3000 Individuen. Sie geht auf insgesamt 84 Tiere zurück, die im Zeitraum zwischen 1950 und 1962 in fünf verschiedenen Kantonen ausgesetzt worden sind. Alle stammten aus den Schweizer Alpen, die Mehrzahl aus dem Kanton Bern.

Der Jura war vor den Aussetzungen gemsleer. Er scheint sich trotzdem als Gemsbiotop zu eignen und wäre ohne anthropogenen Einfluß wahrscheinlich seit dem Pleistozän ununterbrochen von Gemsen bewohnt gewesen (Salzmann 1975). Er unterscheidet sich aber von den Alpen durch das Fehlen des oberen Bereichs der subalpinen und der alpinen Höhenlage. Der Chasseralgipfel ist mit 1607 m ü. M. die höchste Erhebung im Raum, aus dem unser Untersuchungsmaterial stammt. Klima, Vegetation und Zivilisationsverhältnisse sind weitere für die Gemse wesentliche Faktoren, in denen sich Jura und Alpen unterscheiden.

Obwohl die Gemse in allen Untersuchungskantonen bejagt wird, sind die Populationen mindestens in einem Teil des Gebietes noch (1974) im Anwachsen begriffen und am Vordringen in bisher gemsleere Räume. Das bedeutet, daß ein Angebot an unbesetzten Gemsbiotopen besteht, was im angestammten Verbreitungsraum der Alpengemse an den wenigsten Orten der Fall ist.

Innerhalb einer größeren Untersuchung über den Zustand der Juragemsen bot sich Gelegenheit, Daten zur Fortpflanzungsbiologie zu sammeln. Die Ergebnisse werden hier vorgestellt und unter dem Gesichtspunkt der unterschiedlichen Lebensbedingungen von Alpen- und Juragemsen und den damit eventuell einhergehenden Unterschieden in der Kondition diskutiert.

## Material und Methode

Von 1970 bis 1975 wurde in den Kantonen Basel-Landschaft und Solothurn, von 1972 bis 1974 im Kanton Bern und 1974 im Kanton Aargau Material von auf der Herbstjagd erlegten Tieren gesammelt. Gelegentlich gesellte sich ein Fallwild dazu. Sektion der Gemsen und Entnahme der Organe wurde entweder von Tierärzten, von Wildhütern, von den Erlegern oder von uns selbst vorgenommen. Bei Geißen wurden der Uterus und die Ovarien, bei den Böcken die Hoden entnommen und in 5 % Formalin fixiert. Soweit möglich, wurde bei den Weibchen der Laktationszustand festgestellt. Es hat sich gezeigt, daß diese Diagnose vielerorts Schwierigkeiten bereitet. Deshalb wurden nur solche Fälle berücksichtigt, die wir entweder selbst kontrollieren konnten oder die als positiv gemeldet wurden. (Fehldiagnosen entstehen ausschließlich, indem laktierende Geißen als nicht führend angegeben werden.) Da fast immer auch der Kopf der Tiere geliefert wurde, konnte das Alter nachgeprüft werden.

Auf diese Weise gelangten Geschlechtsorgane oder Informationen über Laktationszustand oder Trächtigkeit von 55 Böcken und 59 Geißen ganz oder teilweise zur Untersuchung. Die

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 180—189

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Aufteilung des Materials nach Herkunftsorten (Kantonen) und Monaten ist aus den Tabellen 1 und 2 ersichtlich.

*Tabelle 1*

**Herkunft des Untersuchungsmaterials nach Kantonen**

| | Basel-Landschaft | Bern | Solothurn | Aargau | Total |
|---|---|---|---|---|---|
| Böcke | 24 | 16 | 11 | 4 | 55 |
| Geißen | 31 | 18 | 7 | 3 | 59 |
| Summe | 55 | 34 | 18 | 7 | 114 |

*Tabelle 2*

**Verteilung des Untersuchungsmaterials auf die Monate**

| | September | Oktober | November | Dezember | andere |
|---|---|---|---|---|---|
| Böcke | 21 | 6 | 13 | 14 | Juni: 1 |
| Geißen | 30 | 7 | 7 | 14 | Feb.: 1 |

Die Gebärmutter wurde gewogen, aufgeschnitten und auf das Vorhandensein von Embryonen beziehungsweise Fruchthäuten untersucht, die Eierstöcke gewogen, vermessen (Stechzirkel) und nach der erstmals von CHEATUM (1949) beschriebenen Methode mit einer Rasierklinge in durchschnittlich 0,85 mm dicke Scheiben zerlegt und unter der Binokularlupe (Vergrößerung 6 oder 12×) untersucht.

Die Hoden wurden nach Entfernung der Tunica albuginea und der Epididymis, die Nebenhoden nach Durchtrennung der Abgangsstelle des Samenleiters vom Hoden gewogen. Von einem Querschnitt durch die dickste Stelle des Nebenhodenschwanzes (Skalpell) wurde ein Abklatschpräparat hergestellt und sofort unter dem Mikroskop (Vergr. 400×) untersucht (vgl. WANDELER 1975). Die Spermienquantität beurteilte ich in einer teilweise subjektiven Wertungsskala. Sie reicht von Spuren (= im Gesichtsfeld des Mikroskops nie mehr als einzelne, höchstens ca. 5 Spermien) über +, ++ bis +++ (Nebenhodenschwanz prall mit weißlicher Spermienmasse gefüllt, die beim Schnitt herausquillt).

Die direkt beobachtete Nachwuchsrate ist in Anlehnung an die von KRÄMER (1969) und SCHRÖDER (1971) gegebenen Werte in den Sommermonaten ermittelt worden, wenn die Bildung von größeren Herden schon erfolgt ist und noch keine Störung durch Jagd und Brunfttreiben vorliegt. Wir wählten die Beobachtungen aus den Monaten Juli, August und der ersten Septemberhälfte der Jahre 1970, 1973 und 1974. (In den dazwischenliegenden Jahren sind die Beobachtungen zu wenig umfangreich.) Die Zahlen von 1970 stammen ausschließlich aus dem Roggengebiet (Oensingen, Kanton Solothurn), in den Jahren 1973 und 1974 wurden einige Beobachtungen vom Chasseral (Kanton Bern) und vom Gebiet der Lauchfluh (Kanton Basel-Landschaft) miteinbezogen.

## Makroskopisch sichtbare Ovarialstrukturen

Makroskopische und mikroskopische Ovariumsuntersuchungen mit dem Ziel, Angaben über die Fortpflanzung zu erhalten, liegen bei einer großen Zahl von Säugern vor. Besonders für die Cerviden und Boviden ist die Zahl der vorhandenen Publikationen groß. Der Schwerpunkt der Untersuchungen konzentriert sich auf den nordamerikanischen Kontinent.

Bei der Gemse liegen erst Untersuchungen aus Jugoslawien vor (VALENTINČIČ et al. 1974; BAVDEK et al. 1974). Eine umfassende Beschreibung der makroskopisch sichtbaren Strukturen in Gemsovarien ist noch nicht publiziert worden. Deshalb muß sie hier, soweit für unsere Untersuchung nötig, in groben Zügen gemacht werden.

## Tertiärfollikel

Die Gemsen aus allen Altersklassen und aus allen vorhandenen Monaten wiesen Graafsche Follikel auf. Die Minimalzahl der über 1 mm großen Tertiärfollikel betrug pro Geiß 10, die Maximalzahl 62. Der Durchmesser des größten Follikels in jedem Ovarium wurde bestimmt. Er betrug minimal 2,5 mm, maximal 6 mm. Eine Altersabhängigkeit der Follikelzahl konnte in unserem Material nicht nachgewiesen werden.

## Corpora lutea

Corpora lutea sind von cremefarbigem (beigem) Aussehen, eventuell mit Beimischung von Grau. Sie sind mehr oder weniger kreisrund. Die Maximaldurchmesser schwankten zwischen 9 und 13 mm (Durchschnitt aus 12 Corpora: 11,5 mm). Es ist nicht bekannt, ob Trächtigkeitsgelbkörper (im englischen Sprachgebrauch C. l. of pregnancy) und solche, die als Folge von Ovulationen ohne Befruchtung entstehen (englisch C. l. of estrus) makroskopisch unterscheidbar sind. Auf Verwechslungsmöglichkeiten der jungen Stadien wies z. B. Morrison (1960) bei *Cervus canadensis* hin. In unserem Material wurden nur Geißen mit Embryo als sicher trächtig eingestuft.

Bei einer am 31. Oktober geschossenen, 4¹/₂jährigen Geiß fand sich ein Corpus von 4 mm Durchmesser, dessen Inneres weißlich war und dessen Rand eine stark gewundene Struktur aufwies. Das Corpus lag an der Ovariumsoberfläche und öffnete sich gegen außen. Es wurde als unmittelbar nach dem Follikelsprung entstehendes, ganz frisches Corpus luteum gedeutet. Eine am 2. Dezember geschossene, 9¹/₂jährige Geiß wies ein atypisches Corpus auf. Ein zentraler Liquorraum von 13 mm Durchmesser war von einem 1,5 mm dicken Kreisring mit luteinisiertem Gewebe umgeben. Die scharfe Abgrenzung zwischen Gewebe und Zentrallumen (Liquor) weist darauf hin, daß nie eine Ovulation stattgefunden hat. Die Geiß mußte als nicht trächtig eingestuft werden.

Mehr als ein Corpus luteum kam bei keiner Geiß vor. Wir können daher keine Aussagen über akzessorische oder sekundäre Corpora lutea machen, die bei Gemsen gelegentlich vorkommen (Valentinčič et al. 1974; Geiser 1975).

## Corpora albicantia

Kräftige Corpora albicantia variieren in der Farbe von hell orange bis braunrot. Sie sind meist deutlich vom umgebenden Gewebe abgegrenzt, selten kreisrund, meist mehr oder weniger abgeflacht. Ihre maximale Ausdehnung kann bis zu 5 mm betragen. Daneben kommen schwach pigmentierte Corpora vor, die meist eine diffuse Randbegrenzung aufweisen. Ihre wegen der unscharfen Ränder schwer zu messende maximale Ausdehnung geht bis zu 4 mm. Schließlich kommen häufig unpigmentierte Strukturen vor. Sie können deutlich abgegrenzte Bereiche bis zu 4 mm Ausdehnung bilden, andere sind kaum erkennbar. Zwischen den drei beschriebenen Strukturen gibt es alle denkbaren Übergänge. Das läßt vermuten, daß stark pigmentierte (junge) Corpora albicantia mit zunehmendem Alter ihre Pigmentierung verlieren und zu unpigmentierten Bereichen werden. Diese wären damit mindestens zum Teil Zeugen einer vorangegangenen Ovulation. Dafür spricht auch der Umstand, daß sie fast ebenso häufig mit an der Oberfläche des Ovariums äußerlich sichtbaren narbigen Stellen in Verbindung stehen wie stärker pigmentierte Corpora. Einige unpigmentierte Bereiche wurden überhaupt nur dank dem Vorhandensein von Oberflächennarben erkannt. Wahrscheinlich bilden diese Fälle das letzte makroskopisch erkennbare Stadium eines alten Corpus albicans vor dem vollständigen Verschwinden. Für eine mehrjährige Persistenz der Corpora albicantia spricht auch ihre zahlenmäßige Zunahme mit fortschreitendem Alter des Tieres, die in der Tabelle 3 dargestellt ist.

*Tabelle 3*

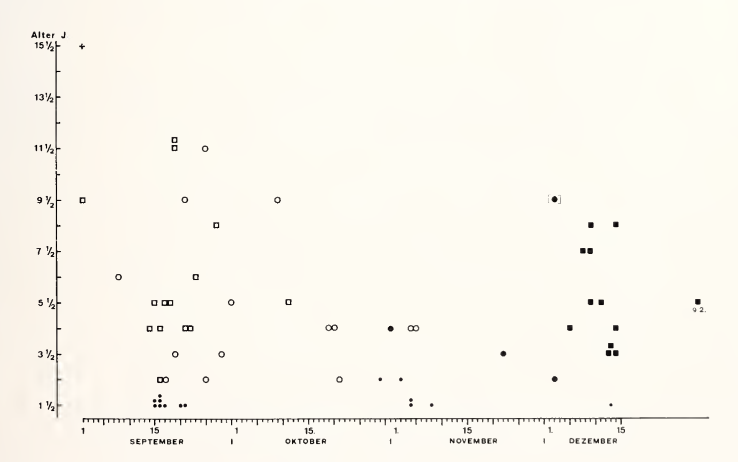
**Anzahl Corpora albicantia (C. a.) pro Tier in Abhängigkeit vom Alter**

| Alter (J) | 1½ | 2½ | 3½ | 4½ | 5½ | 6½ | 7½ | 8½ | 9½ | 10½ | 11½ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl untersuchte Tiere (N) | 10 | 6 | 5 | 10 | 7 | 2 | 1 | 3 | 4 | — | 3 |
| Anzahl C. a. pro Tier | 0 | 1,33 | 1,4 | 1,9 | 2,86 | 3,0 | 6,0 | 3,33 | 4,5 | — | 7,0 |

Weil ein Großteil der Gemsen in der Schweiz vor der Brunftzeit geschossen wird, wäre es von Wert, wenn anhand der Corpora albicantia Rückschlüsse auf den Trächtigkeitszustand in der vorangegangenen Tragzeit gemacht werden könnten. Bei einer Analyse der 14 sicher laktierenden Geißen konnte ein Typus von Corpora albicantia definiert werden, der, wenigstens vor der Brunftzeit, wahrscheinlich auf eine im gleichen Jahr erfolgte Geburt schließen läßt. Die Kriterien: stark pigmentiert und mindestens in einer Ausdehnung 3 mm groß oder größer. Für eine ausführliche Diskussion dieses Punktes sei auf die laufende Arbeit von Geiser (1975) verwiesen.

## Ergebnisse

Die Ergebnisse der Ovarium- und Uterusuntersuchungen sind in der Abbildung dargestellt.




Ergebnisse der Untersuchung der weiblichen Geschlechtsorgane in Abhängigkeit vom Alter und von der Jahreszeit

- • Ovarium ohne Corpora, Geiß nicht laktierend
- □ Ovarium mit Corpus albicans (C. a.), Geiß laktierend
- ○ Ovarium mit C. a., Laktationszustand unbekannt (Ausnahme: die 3½jährige Geiß vom 19. September laktierte sicher nicht)
- ● Ovarium mit Corpus luteum (C. l.), kein Embryo sichtbar
- ■ Ovarium mit C. l., im Uterus Embryo sichtbar (bei der 3½jährigen Geiß vom 13. 12. und bei der 7½jährigen Geiß vom 8. 12. konnte zusätzlich Laktieren festgestellt werden)
- + Laktierende Geiß, Ovarium der Untersuchung nicht zugänglich
- [●] Atypisches Corpus

## Der Ovulationstermin

Das früheste Anzeichen erfolgter Ovulation konnte bei einer 4½jährigen Geiß am 31. Oktober beobachtet werden. Der zugehörige Gelbkörper war sehr jung (vgl. Kap. 3). Sämtliche adulten Geißen, die nach dem 5. Dezember geschossen wurden, trugen einen sichtbaren Embryo, beim Tier, das vom 5. Dezember stammt, war er ca. 4 mm lang, also makroskopisch eben sichtbar. Bei zwei am 22. November und 2. Dezember geschossenen Tieren waren große Corpora lutea vorhanden, aber keine Embryonen oder Fruchthäute erkennbar.

Beim Karibou *(Rangifer tarandus)* werden Embryonen rund 23 Tage nach der Befruchtung makroskopisch sichtbar (Dauphiné und McClure 1974), beim Weißwedelhirsch *(Odocoileus virginianus)* ebenfalls nach rund drei Wochen (Roseberry und Klimstra 1970), beim Elch *(Alces alces)* wird die Frist bis zum Sichtbarwerden von Embryonalgewebe mit 20 Tagen angegeben (Markgren 1969). Die spärlichen Hinweise in unserem Material deuten darauf hin, daß die Embryonen in den ersten Dezembertagen sichtbar werden. Nimmt man bei der Gemse ähnliche Verhältnisse wie bei den erwähnten Cerviden und ein kurzes Zeitintervall zwischen Ovulation und Befruchtung an, so muß auf eine Kulmination des Ovulationstermins kurz vor Mitte November geschlossen werden.

Für das Berner Oberland errechnete Geiser (1975) die zweite Novemberhälfte als Brunfthöhepunkt. Dieser leichten Differenz entsprechend können die frühesten im Jura gesetzten Kitze regelmäßig schon im ersten Maidrittel beobachtet werden.

## Geschlechtsreife und erste Trächtigkeit

### *Geißen*

In keinem von 12 Jährlingsovarien konnten irgendwelche auf vorjährige Ovulation deutende Strukturen nachgewiesen werden. Die ovarielle Tätigkeit setzt demnach frühestens mit 1½ Jahren ein.

Von sechs 2½jährigen Geißen wiesen vier (67 %) Corpora albicantia auf, hatten also im Vorjahr ovuliert (diesjährige Ovulation ist in allen Fällen zeitlich auszuschließen) und müssen als geschlechtsreif angesehen werden. In einem Fall (laktierend) resultierte daraus sicher eine Trächtigkeit. Bei den andern liegen keine sicheren Befunde über den Laktationszustand vor. Beim einzigen Jährling, der termingemäß ovuliert haben könnte, fanden sich keine Corpora. Das sagt noch nichts aus, denn bei jungen Gemsen muß mit einer verspäteten Ovulation gerechnet werden, wie sie für Erstlingsovulation bei Cerviden bekannt ist, so bei *Odocoileus virginianus* (Cheatum und Morton 1946; Roseberry und Klimstra 1970) oder bei *Alces alces* (Literaturangaben in Markgren 1969).

Die einzige nach der Brunftzeit geschossene (2. Dezember) 2½jährige Geiß wies einen Gelbkörper auf. Ob sie auch trächtig war, ließ sich nicht entscheiden, weil kein Embryo gefunden wurde. Alle 3½jährigen Tiere hatten gut pigmentierte, große Corpora albicantia. Von zwei auf Laktation untersuchten Geißen dieses Alters war eine positiv und eine negativ. Fehlende Laktation im Herbst schließt allerdings ein Setzen im gleichen Jahr nicht sicher aus, da das Kitz früh verlorengegangen sein kann.

Diese Angaben lassen ein frühes durchschnittliches Setzalter vermuten, reichen aber nicht für sichere Aussagen über das erste Trächtigkeitsalter von Juragemsen.

### *Böcke*

Vom untersuchten einen Kitzbock war bei der Sektion nur ein einziger, noch nicht entwickelter (1,08 g) Hoden auffindbar. Im Nebenhoden waren keine Spuren von Spermien vorhanden.

Von 11 Jährlingsböcken produzierten vier (36 %) reichlich Spermien (einer nur auf einer Seite), zwei (18 %) zeigten einseitig beginnende Spermiogenese (+), bei den restlichen fünf (46 %) konnten nur Spuren von Spermien nachgewiesen werden.

Alle älteren Böcke (inkl. elf 2½jährige und ein abgemagerter, ausgeweidet 16 kg schwerer, 16½ Jahre alter Bock) produzierten reichlich Spermien, mit Ausnahme eines normalgewichtigen, 13½jährigen Septemberbockes mit auffällig schwacher Spermiogenese.

Der schwerste Hoden ohne Spermiogenese wog 15 g, der leichteste mit starker Spermienproduktion (+++) knapp 11 g, der leichteste mit beginnender Spermiogenese (+) 7 g. Kräftige Spermienbildung setzt demnach bei einem Hodengewicht von ca. 10–15 g ein. Der größte Teil der aktiven Hoden ist allerdings wesentlich schwerer (bis zu 50 g).

Bei einem 3½jährigen Bock war ein Hoden normal, der andere unterentwickelt (3,1 g) und zeigte nur Spuren von Spermien. Bei einem 11½jährigen Tier zeigte sich das gleiche Bild in abgeschwächter Form (schwacher Hoden 6,8 g). Ein 4½jähriger Bock hatte zwar zwei mehr oder weniger normale Testes (38,9 g und 26,3 g), doch war die Epididymis am leichteren Hoden nicht entwickelt und im rudimentären Nebenhodenschwanz keine Spermien zu finden.

Das gesamte Untersuchungsergebnis weist darauf hin, daß in den untersuchten Gebieten die Geschlechtsreife der Männchen während des zweiten Lebensjahres eintritt. Zur Brunftzeit ist knapp die Hälfte der Jährlingsböcke physiologisch zeugungsfähig.

### Trächtigenanteil

Auf Laktation untersuchte Tiere lassen sichere retrospektive Schlüsse zu, wenn das Ergebnis positiv ist. Negative Ergebnisse lassen offen, ob die Mutter das Kitz früh verloren hat oder nicht trächtig war. Uterus- und Ovaruntersuchungen während der Tragzeit lassen sicher auf den gegenwärtigen Trächtigkeitszustand schließen, wenn Embryonen vorliegen oder aber Embryonen und Corpora lutea gleichzeitig fehlen. Sind Gelbkörper, aber keine Früchte sicher nachzuweisen (Frühphase der Tragzeit), so ist Trächtigkeit möglich, aber nicht bewiesen. Bei Eiverlust ohne Befruchtung ist eine spätere Wiederholung der Ovulation prinzipiell nicht auszuschließen (Geiser, pers. Mitt.).

In unserem Material waren von 15 nach der Brunftzeit geschossenen, über zweijährigen Geißen 12 sicher trächtig (Embryo), zwei möglicherweise (Gelbkörper ohne nachgewiesenen Embryo) und eine Geiß sicher nicht trächtig (unovuliertes, atypisches Corpus, s. o.). Es wird angenommen, daß dieses Tier nicht mehr erfolgreich beschlagen worden wäre, weil eine Ovulation entweder ganz unterblieben (Einfluß des luteinisierten Gewebes) oder jahreszeitlich zu spät (allfällige Nachovulation nach Rückbildung des vorhandenen Corpus) erfolgt wäre. Unter 13 von uns auf Laktation untersuchten Tieren (Zufallsauswahl!) waren 12 positiv. (Weil in der Schweiz der Abschuß von führenden Geißen im Normalfall verboten ist, verdeutlicht dieses Ergebnis nebenbei die Schwierigkeit, im Feld führende Geißen anzusprechen.) Summiert heißt das: 24 sicher positiven Fällen stehen drei fragliche und ein negativer gegenüber. Demnach liegt der Trächtigenanteil der (mit einer Ausnahme) über 2jährigen Geißen in unserem Untersuchungsmaterial zwischen 0,86 und 0,96.

### Nachwuchsrate

Unter Nachwuchsrate verstehe ich die Zahl der Kitze (resp. Jährlinge) pro adulte, d. h. über 2jährige Geiß, ermittelt im Sommer (Juli, August, erste Septemberhälfte). Beobachtungen von nur teilweise sichtbaren Herden (unübersichtliches Gelände, Wald)

werden miteinbezogen unter der Annahme, daß die Wahrscheinlichkeit, erfaßt zu werden, für die Klassen Adultgeiß, Jährling und Kitz wenigstens im Sommer gleich groß ist. Konnte eine Herde hingegen wohl beobachtet, aber nicht vollständig klassifiziert werden (z. B. wegen großer Entfernung, auf der Flucht etc.) so wurde sie nicht berücksichtigt, denn beim Ansprechen werden Kitze und Jährlinge schneller erkannt. (Verwechslungsmöglichkeit von adulten Geißen und Böcken!)

Im Jahr 1970 entfielen bei insgesamt 131 (= N) im Sommer beobachteten Tieren der fraglichen Klassen umgerechnet auf 100 Geißen 84 Kitze und 50 Jährlinge, 1973 lauten die Zahlen (N = 66) 79/48, 1974 (N = 139) 62/52. Im Vergleich dazu die von Krämer (1969) im Augstmatthorngebiet (Berner Oberland) ermittelten Zahlen: 1964: 67/47, 1965: 64/48 und 1966: 72/17 und diejenigen aus dem Hochschwab, Österreich (Schröder 1971): 66/37. Die Kitzanteile sind im Jura in den Jahren 1970 und 1973 höher als die Vergleichswerte, die Jährlingsanteile bewegen sich in deren oberem Bereich. Dabei ist zu beachten, daß die zugrunde liegenden Beobachtungen im Jura vor allem aus den Kerngebieten des Verbreitungsareals stammen.

## Diskussion

Die Vermehrungskapazität der Juragemsen wurde von zwei Seiten her zu beurteilen versucht: Über den Trächtigenanteil und über die Nachwuchsrate im Sommer.

Der Trächtigenanteil wird – wenn man von einer katastrophalen Untervertretung der Böcke absieht – ausschließlich vom Geschehen beim Muttertier beeinflußt. Er ist mit einem Wert, der zwischen 86 und 96 % liegt, im Jura vergleichsweise hoch. Caughley (1970) registrierte in Neuseeland bei Geißen ab drittem Lebensjahr eine Trächtigkeitsrate von 0,8 (80 %) oder sogar nur von 0,73 (73 %), wenn die als Jährlinge beschlagenen Geißen mitgerechnet wurden. Valentinčič et al. (1974) ermittelten in den Julischen Alpen (Jugoslawien) 80 % tragende Geißen. In ihrem Untersuchungsmaterial fanden sich keine jüngeren als 2jährige Tiere.

Es ist von vielen Säugern bekannt oder wird zumindest vermutet, daß sich Qualität und Quantität der Nahrung, im weiteren Sinn auch andere, die Kondition beeinflussende Faktoren (Boden, Streß etc.) auf die Fruchtbarkeit (v. a. junger Tiere) auswirken (vgl. z. B. Morton und Cheatum 1946; Cheatum und Severinghaus 1950; Klein 1968; Markgren 1969; Verme 1969). Dabei spielt auch die Dichte mit, da die Nahrung weniger absolut als vielmehr relativ im Verhältnis zur Dichte der auf sie angewiesenen Population beurteilt werden muß.

Valentinčič et al. (1974) beobachten bei den in ihrer Untersuchung vertretenen alten Geißen (über 10jährige) eine leichte Abnahme der Trächtigkeitsrate. Da unter den 24 Gemsen, die uns sichere Aussagen über Trächtigkeit lieferten, die zwei ältesten $11^1/_2$jährig und alle andern jünger als 10jährig sind, könnte das Fehlen alter Tiere den hohen Trächtigenanteil mitbeeinflußt haben. Die Differenz des Trächtigenanteils im Jura zu den Vergleichsgebieten erscheint aber gering, und es liegen wenige Vergleichszahlen vor. Darum darf das Resultat höchstens dahin interpretiert werden, daß die Kondition der Juragemsen, aus der Fruchtbarkeit geschlossen, derjenigen der Vergleichspopulationen nicht nachsteht.

Einer der Mechanismen, über den die Trächtigkeitsrate in einer Population wirksam beeinflußt werden kann, ist eine Vorverschiebung des ersten Trächtigkeitsalters. Die Analyse der Corpora albicantia, die aus Mangel an zeitlich günstig gelagertem Untersuchungsmaterial durch keine sicherere Methode ergänzt werden konnte, weist auf einen Anteil von ungefähr $^2/_3$ setzender 2jähriger Geißen hin. Den einzigen zahlenmäßigen Vergleich entnehmen wir Caughley (1970): Er ermittelte in Neuseeland 39 % (N = 36) Geburten bei 2jährigen Geißen.

Von Interesse ist in diesem Zusammenhang der Befund bei den Böcken. Auch bei ihnen könnte das Alter, in dem sie geschlechtsreif werden, konditionsabhängig sein. So vermutet GEISER (1975) im Berner Oberland einen Zusammenhang zwischen Körpergewicht und Spermiogenese bei Jährlingen. Im Jura produzierte rund die Hälfte der Jährlingsböcke im Herbst Spermien. Diese potentielle Zeugungsfähigkeit sagt aber nichts über eine effektive Teilnahme am Brunftgeschäft aus, die bei Artiodactyla auch von der sozialen Reife beeinflußt sein kann (vgl. z. B. HVIDBERG-HANSEN 1970).

Die im Sommer ermittelte Nachwuchsrate unterscheidet sich vom Trächtigenanteil vor allem dadurch, daß die Kitzverluste bei der Geburt und kurz nachher, im Falle der Jährlingsanteile sogar die Mortalität des ganzen ersten Lebensjahres, berücksichtigt sind. Die Kitzanteile sind 1970 und 1973 etwas höher als die Vergleichsbefunde, 1974 etwa gleich. Die Jährlingsanteile unterscheiden sich nicht mehr von denen aus Normaljahren im Augstmatthorngebiet. Wahrscheinlich treten demnach im Jura im Verhältnis zur Gesamtpopulation nicht mehr Tiere in das Reproduktionsalter ein als in jenem alpinen Vergleichsgebiet. Das wiederum ist ein Hinweis, daß das Populationswachstum, das im Jura 1974 noch in leichtem Maße anhielt (SALZMANN 1975), durch geringe Mortalität bei den Adulten bedingt ist. Dieser Befund konnte angesichts des vielerorts quantitativ noch unbedeutenden Jagddrucks erwartet werden.

Worauf die im Vergleich zum Berner Oberland leicht vorverschobene Brunftzeit zurückzuführen ist, kann vorläufig nicht beurteilt werden.

## Danksagungen

Dem Leiter dieser Arbeit, Prof. Dr. W. HUBER, Abteilung für Biologie und Morphologie der Wirbeltiere am Zoologischen Institut der Universität Bern, sei an erster Stelle für seine Geduld, seine Anregungen und seine aufbauende Kritik gedankt. Dank für ihre Hilfe gebührt auch den Jagdinspektoren und allen an der Materialsammlung beteiligten Wildhütern, Tierärzten und Jägern der Kantone Aargau, Basel-Landschaft, Bern und Solothurn. Dr. A. WANDELER, Bern, danke ich für praktische Ratschläge bei der Aufarbeitung des Materials und Prof. Dr. F. STRAUSS, Bern/Kehrsatz, für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## Zusammenfassung

Die Gemsbestände *(Rupicapra rupicapra* L.) im Schweizerischen Jura gehen auf Aussetzungen in den Jahren 1950—1962 zurück. Heute sind ca. 3000 Individuen vorhanden. Die Populationen wachsen noch schwach an und sie leben, bedingt durch die geringere Meereshöhe des Juras, in einem Biotop, der sich vom Herkunftsgebiet (Schweizer Alpen) unterscheidet. Anhand der Geschlechtsorgane von 55 Böcken und 59 Geißen aus dem zentralen und östlichen Jura und von Direktbeobachtungen wurden Rückschlüsse auf die Fortpflanzungsbiologie gezogen. Die makroskopisch (Binokularlupe) sichtbaren Ovarstrukturen werden beschrieben. Eine Häufung der Ovulationstermine kurz vor Mitte November wird vermutet. Die Brunft wäre damit im Vergleich zu Alpengemsen leicht vorverschoben. Ein erstes Setzen mit zwei Jahren scheint häufig vorzukommen. Das bedeutet ein vergleichsweise frühes Setzalter, doch stützt sich diese Beobachtung auf ein kleines Material. Die Geschlechtsreife der Böcke tritt im zweiten Lebensjahr ein. Der Trächtigenanteil der adulten Geißen liegt zwischen 0,86 und 0,96 und damit relativ hoch. Die Nachwuchsrate (Anzahl Kitze pro über zweijährige Geiß) lag in den drei Beobachtungsjahren zwischen 0,62 und 0,84. Sie war damit gleich hoch oder etwas höher als in Vergleichspopulationen. Aus der Fruchtbarkeit geschlossen ist die Kondition der Juragemsen nicht schlechter als in den Vergleichsgebieten.

## Résumé

*Quelques recherches sur la biologie de reproduction du chamois dans le Jura Suisse*

Le chamois *(Rupicapra rupicapra* L.) a été introduit dans le Jura Suisse pendant les années 1950—1962. Actuellement on en compte environ 3000 individus. Leur nombre continue de s'accroître légèrement. Les chamois acclimatés dans le Jura sont forcés de vivre dans un biotope bien différent de celui de leur origine, les Alpes Suisses, dont l'altitude moyenne est

bien supérieure à celle du Jura. L'analyse des organes sexuels de 55 boucs et de 59 chèvres, abattus dans le Jura central et oriental, ainsi que des observations dans la nature ont fourni des résultats sur la biologie de reproduction. Nous supposons que la plupart des ovulations ont lieu un peu avant mi-novembre. Cela signifierait que le rut est un peu avancé chez le chamois du Jura par rapport à celui des Alpes. Il semble que la plupart des chèvres mettent bas pour la première fois l'âge de deux ans, donc à un âge relativement précoce. Il faut cependant remarquer que cette estimation est basée sur un matériel assez restreint. La maturité sexuelle chez les boucs est atteinte au cours de la deuxième année. Pas moins de 86 % à 96 % des chèvres adultes sont gravides. Au cours de trois ans d'observation nous avons pu constater que le nombre de jeunes par chèvre adulte se situe entre 0,62 et 0,84 en été. Il est du même ordre de grandeur ou légèrement plus élevé que celui des populations vivant dans les Alpes. La fertilité nous laisse supposer que l'état de santé des chamois jurassiens est aussi bon que celui des chamois alpins, auxquels ils ont été comparés.

## Summary

*Some results of the breeding biology of chamois in the Jura Mountains (Switzerland)*

Between 1950 and 1962 chamois *(Rupicapra rupicapra* L.) were reacclimatized in the Jura Mountains (Switzerland). Until now the populations have grown to estimated number of about 3000. They undergo still a slight increase. The new habitat (Jura) lies within a comparatively low altitude and therefore differs in many aspects from the original alpine habitat of chamois. An investigation of the sexual organs of 55 males and 59 females, collected in the central and eastern part of Jura Mountains, and supplementary field-observations led to conclusions about the reproduction biology. A culmination of ovulations a short time before mid-november is supposed. Therefore rutting occurs probably slightly before that of alpine chamois. The age of first breeding is two years in many females. The statement that the female Jura Mountain chamois start reproduction at a comparatively young age is based on few observations only. The sexual maturity of bucks is attained during their second year of life. The portion of pregnant females (adults: more than two-year old) lies between 0,86 and 0,96. Compared with other populations it is rather high. The number of kids per adult female was checked during three years. It ranged between 0,62 and 0,84 and was therefore at the same level or even higher as in alpine populations. When fertility is accepted as an indicator we can say that the condition of chamois in the Jura Mountains is as good as in other populations.

## Literatur

Bavdek, S.; Valentinčič, S.; Kušej, M. (1974): A contribution to the knowledge of the histological structure of the ovary in chamois *(Rupicapra rupicapra* L.). Zb. bioteh. fak. UL. Vet. **11**, 119—131. Yugosl. mit engl. Zsfg.)

Caughley, G. (1970): Population statistics of chamois. Mammalia **34**, 194—199.

Cheatum, E. L. (1949): The use of corpora lutea for determining ovulation incidence and variations in the fertility of white-tailed deer. Cornell vet. **39**, 282—291.

Cheatum, E. L.; Morton, G. H. (1946): Breeding season of white-tailed deer in New York. J. Wildl. Mgmt. **10**, 249—263.

Cheatum, E. L.; Severinghaus, C. W. (1950): Variations in fertility of white-tailed deer related to range conditions. Trans. N. Amer. Wildl. Conf. **15**, 171—190.

Dauphiné, T. C.; McClure, R. L. (1974): Synchronous mating in canadian barren-ground caribou. J. Wildl. Mgmt. **38**, 54—66.

Geiser, F. (1975): Der Geschlechtszyklus der männlichen und der weiblichen Gemse. Diplomarbeit Uni Bern, 83 pp. (Unveröff.)

Hvidberg-Hansen, H. (1970): Contribution to the knowledge of the reproductive physiology of the thomson's gazelle (*Gazella thomsonii* Günther). Mammalia **34**, 551—563.

Klein, D. R. (1968): The introduction, increase and crash of reindeer on St. Matthew Island. J. Wildl. Mgmt. **32**, 350—367.

Krämer, A. (1969): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation *(Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. Z. Tierpsych. **26**, 889—964.

Markgren, G. (1969): Reproduction of moose in Sweden. Viltrevy **6**, 127—299.

Morrison, J. A. (1960): Ovarian characteristics in elk of known breeding history. J. Wildl. Mgmt. **24**, 297—307.

Morton, G. H.; Cheatum, E. L. (1946): Regional differences in breeding potential of white-tailed deer in New York. J. Wildl. Mgmt. **10**, 242—248.

Roseberry, J. L.; Klimstra, W. D. (1970): Productivity of white-tailed deer on Crab Orchard National Wildlife Refuge. J. Wildl. Mgmt. **34**, 23—28.

SALZMANN, H. C. (1975): Die Geschichte der Gemse im Schweizerischen Jura. Mitt. Natf. Ges. Bern, N. F. **32**, 15—35.
SCHRÖDER, W. (1971): Untersuchungen zur Oekologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in einem Vorkommen der Alpen. Z. Jagdwiss. **17**, 113—168 und 197—235.
VALENTINČIČ, S.; BAVDEK, S.; KUŠEJ, M. (1974): Gravidität der Gamsgaisen in den Julischen Alpen. Z. Jagdwiss. **20**, 50—53.
VERME, L. J. (1969): Reproductive patterns of white-tailed deer related to nutritional plane. J. Wildl. Mgmt. **33**, 881—887.
WANDELER, A. I. (1975): Die Fortpflanzungsleistung des Rehs (*Capreolus capreolus* L.) im Berner Mittelland. Jb. Nat. Hist. Mus. Bern, **5** (1972—1974), 245—301.

*Anschrift des Verfassers:* H. C. SALZMANN, SZU/WWF, Rebbergstraße, CH-4800 Zofingen

# Zur Ein- und Wiedereinbürgerung von pflanzenfressenden Säugetieren [1]

Von J. REICHHOLF

*Zoologische Staatssammlung München*

*Eingang des Ms. 27. 2. 1976*

## Einleitung und Problemstellung

Warmblütige Pflanzenfresser nehmen ganz entscheidend Einfluß auf die Produktivität – und damit auf die Funktionsfähigkeit – terrestrischer Ökosysteme (REMMERT 1973). Obwohl ihr mengenmäßiger Anteil am biologischen Energiefluß in den Ökosystemen gering bis sehr gering ist (1 bis 10 %, in Wäldern sogar nur rund 1 ‰) kann schon ein geringer Grad an „Übernutzung“ der pflanzlichen Primärproduktion zu einem raschen Absinken der Produktivität und damit zu einer Degradierung des Ökosystems führen. Artenreiche Systeme sind weniger anfällig für „Übernutzung“ (overexploitation) als artenarme, auch wenn die genaueren Zusammenhänge zwischen Diversität und Stabilität noch umstritten sind (KREBS 1972; MARGALEF 1968).

Ein verringerter Bestand hat möglicherweise nur nachteilige Folgen für andere Tiere, nicht aber für Stabilität und Funktionsfähigkeit des Energieflusses im Gesamtsystem (REMMERT 1973).

Ein- oder Wiedereinbürgerungen von Pflanzenfressern sind daher insbesondere vor diesem ökologisch-funktionalen Hintergrund zu betrachten, sofern sie sich auf

[1] Referat, gehalten im Seminar über „Arten- und Biotopschutz für Säugetiere“, Bayerische Naturschutzakademie, Dezember 1974.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 189—196

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

die vom Menschen veränderten Systeme der Kulturlandschaften beziehen. In weitgehend natürlich verbliebenen Lebensräumen sind Wiedereinbürgerungen in der Regel ohnehin nicht nötig, da diese Gebiete ja gerade durch den hohen Grad unverfälschter faunistischer und floristischer Zusammensetzung ihrer Lebensgemeinschaften charakterisiert sind. Sind dennoch einzelne wesentliche Elemente ausgerottet worden, so ist ihre Wiedereinführung so lange wenig problematisch, wie geeignetes Ausgangsmaterial für die Wiedereinbürgerung zur Verfügung steht. In den dicht besiedelten Gebieten von Mitteleuropa und anderen Teilen der Welt sind dagegen die Verhältnisse in den Lebensgemeinschaften der freien Natur unter dem Einfluß des Menschen so weitgehend und so gründlich verändert worden, daß das rein konservierende Element in den Überlegungen, nämlich die Erhaltung der ursprünglichen Struktur von Fauna und Flora, nicht mehr ausreicht, um den Anforderungen gerecht zu werden. Es stellt sich für den Ökologen vielmehr die Frage, inwieweit es möglich und sinnvoll ist, den Prozeß der Umstrukturierung von Fauna und Flora in der modernen Kulturlandschaft durch geeignete Maßnahmen so zu steuern, daß die negativen Begleiterscheinungen der Verarmung an Arten und ökologischen Strukturen so gut wie möglich ausbalanciert werden. Es ist dabei von der Tatsache auszugehen, daß aufgrund der veränderten Produktionsverhältnisse (durch Umwandlung der Wälder zu Acker-, Weide- und Siedlungsgelände) und der gründlich durcheinandergebrachten Artenzusammensetzung (absolute mengenmäßige Dominanz von Kulturpflanzen und Haustieren) der Biocoenosen das Anstreben der Wiederherstellung möglichst artenreicher Systeme allein mit Hilfe der ursprünglich autochthonen Arten zu keinen befriedigenden Ergebnissen führen kann, da ganz allgemein gesprochen die Lebensbedingungen für die Biocoenosen zu sehr geändert worden sind. Es ist daher nötig, die Möglichkeiten oder Notwendigkeiten eines neuen Designs für die Kulturland-Biocoenosen vorurteilsfrei zu prüfen (Odum 1971).

Mit diesen Überlegungen soll ein allzu starres Konzept in Frage gestellt werden, das unter Anwendung nur kurzfristiger Historie eine Artenkombination als optimal erachtet, wie sie unmittelbar vor der großen Veränderung der extensiven zur intensiven Kulturlandschaft vorhanden gewesen war. Artenzusammensetzung und Häufigkeit der einzelnen Arten in den Biocoenosen sind aber nicht allein das Ergebnis historischer Entwicklungsprozesse, sondern ganz wesentlich auch das Resultat der konkreten Interaktionen zwischen den einzelnen Arten und den jeweiligen Lebensbedingungen. Ein dynamischer Standpunkt empfiehlt sich daher besonders, wenn vom ökologischen Grundzustand definitiv ausgelenkte Systeme zur Debatte stehen (vgl. Elton 1958; Udvardy 1969).

Ein derartiger, auf allgemeine ökologische Prinzipien bezogener Standpunkt begünstigt eine objektivere Sicht primär subjektiver Standpunkte, die sich nur allzu oft mit einem durch nichts weiter zu begründenden „diese Art gehört nicht hierher" artikuliert haben. Unter strenger Beachtung der ökologischen Faktoren sollten sich andererseits auch rationalere Vorschriften für die Beurteilung von Ein- bzw. Wiedereinbürgerungsversuchen ableiten lassen, an denen es bisher schwer mangelt.

## Grundlagen

### Allgemeine Aspekte von Wiedereinbürgerungsversuchen

Die Voraussetzung ist naturgemäß das Aussterben von Populationen oder Populationsteilen der betreffenden Art. So banal diese Feststellung klingen mag, so wesentlich ist sie für die Wiedereinbürgerung, denn nur mit hinreichend genauer Kenntnis

der Ursachen, die zum Aussterben geführt haben, läßt sich der Erfolg einer Wiedereinbürgerungsaktion halbwegs abschätzen (Reichholf 1976).

Als Ursachen für das Aussterben kommen in Frage:
– direkte menschliche Nachstellungen (z. B. bei den großen Fleischessern unter den Säugetieren und Vögeln als Feinde und vermeintliche Nahrungskonkurrenten des Menschen),
– vom Menschen verursachte Umweltveränderungen (Biotopschwund, Strukturverlust, Entzug der Nahrungsbasis etc.),
– Verdrängung durch konkurrenzfähigere Arten (z. B. das europ. Eichhörnchen wird in England stellenweise durch das nordamerikanische Grauhörnchen verdrängt).

Die Formen des Aussterbens äußern sich in einem
– vollständigen Verlust der Art (keine Gegenmaßnahme mehr möglich!),
– vollständigen Verlust einzelner Populationen und/oder Unterarten (Ersatz unter Umständen möglich!), oder in einem
– Verlust lokaler Populationen einer zusammengehörigen Populationsgruppe (ein Ersatz ist prinzipiell durch Wiedereinbürgerung oder durch selbständige Ausbreitung möglich).

Entsprechend diesen Formen des Aussterbens ergeben sich folgende Möglichkeiten des Ersatzes durch Startpopulationen aus
– genpoolzugehörigen Artgenossen,
– Artgenossen anderer Subspezies,
– Vertreter aus einer zur gleichen Superspezies gehörigen Semispezies (z. B. Ersatz ausgestorbener Populationen des europäischen Bibers durch kanadische!),
– Vertreter einer ökologischen Ersatzart fremder Artzugehörigkeit (z. B. Ersatz des europäischen Fischotters durch den amerikanischen Mink in Gebieten, in denen der spezialisiertere Fischotter nicht mehr existenzfähig ist!).

Aus dieser Betrachtungsweise ergeben sich Probleme der Bewertung von Ein- und Wiedereinbürgerungen auf drei Ebenen: der wirtschaftlichen, der ökologisch-funktionellen und der tiergeographisch-faunengeschichtlichen („Faunenfälschung“). Bei der Beurteilung standen bisher eindeutig wirtschaftliche („Schädlichkeit“) Gesichtspunkte und Argumente der Faunenfälschung im Vordergrund. Die ökologisch-funktionelle Seite wurde, wenn überhaupt, nur am Rande mit berücksichtigt (Niethammer 1963). Es ist daher angebracht, in aller Kürze auf die theoretischen Grundlagen der dynamischen Tiergeographie und der Populationsökologie einzugehen, um die Basis für die Argumentation sichtbar zu machen.

## Aspekte einer dynamischen Tiergeographie

Beschreibende, analysierende und historische Tiergeographie (Udvardy 1969) haben die faunistische Zusammensetzung der Naturlandschaft zum Gegenstand ihrer Forschungen. Im Gegensatz zu dem historisch gesehen sehr jungen Phänomen der Kulturlandschaft kann die Naturlandschaft grundsätzlich als weitgehend mit Arten gefüllt betrachtet werden. Aus der Biogeographie der Inseln (MacArthur und Wilson 1963) ergibt sich, daß sich die Faunen in einem dynamischen Gleichgewichtszustand befinden, in dem Aussterbe- und Einwanderungsraten relativ genau kalkulierbar sind. Dies gilt im Prinzip auch für die kontinentalen Räume, in denen ja die einzelnen Biotopeinheiten Mosaike von „inselartig“ ineinander geschachtelten Lebensräumen darstellen.

In der Kulturlandschaft, die heute in den gemäßigten Breiten weitgehend die Naturlandschaft ersetzt hat, ist nun einerseits ein teilweise enormer Artenfehlbetrag festzustellen, andererseits aber die nutzbare Primärproduktion für Pflanzenfresser

mindestens um den Faktor 10 erhöht. Für eine adäquate Auffüllung der Kulturlandschaft mit Arten gibt es nun die Möglichkeit der Wiedereinbürgerung der ausgerotteten Arten. Diese sind jedoch meist nicht mehr ohne weiteres existenzfähig, da sie ja vorwiegend durch die in der Kulturlandschaft geschaffenen neuen Bedingungen verdrängt worden sind. Andererseits können sich aber fremde, ökologisch passende Arten neu einbürgern. Dieser Prozeß ist in vollem Gange, wie die ausführlichen Untersuchungen von Niethammer (1963) und Nowak (1975) zeigen. Einen wesentlichen Teil steuert dabei die aktive, selbständige Ausbreitung von Tierarten bei, die in die Räume mit den neuen Lebensbedingungen vordringen. Doch auch künstliche Einsetzungen, d. h. Überwindung naturgegebener Barrieren für Arten mit schwachem Ausbreitungspotential durch den Menschen, spielen eine Rolle, wie unter anderem Bisamratte und Höckerschwan gezeigt haben (Niethammer 1963, mit weiteren Beispielen).

Der Vorgang der Faunenbildung ist daher kein abgeschlossener Prozeß. Er lief nur erheblich langsamer, bevor der Mensch durch sein Eingreifen in die Landschaftsstruktur die neuen Möglichkeiten eröffnet hatte. Der Mensch ist heute der wichtigste faunenbildende Faktor! Diese Feststellung gilt in gleicher Konsequenz für die selbständigen Verschiebungen in der faunistischen Zusammensetzung wie für die künstlich induzierten (Neueinbürgerungen).

Der abstrakte Begriff einer „Fauna“ wird damit zu einem zeitlichen Momentanbild in einem mehr oder weniger schnell ablaufenden dynamischen Prozeß, der die Resultante aus dem Kräftespiel in den sich umstrukturierenden Biocoenosen darstellt. Die Biocoenosen sind die konkreten Einheiten, in die sich alle neu hinzukommenden Arten einzufügen haben. Die Einbürgerungsfrage wird damit zu einem Problem der Integration von Arten in die Biocoenosen (Reichhof 1973, 1975) und damit Gegenstand einer funktionell-synökologischen Betrachtung.

## Populationsökologische Aspekte

Der Aufbau von Populationen folgt in der einfachsten Form dem Grundmuster einer sigmoiden Wachstumskurve (vgl. die Lehrbücher der Ökologie) mit der Grundformel

$$\frac{dN}{dt} = r\,N\,\frac{K - N}{K} \quad ; \quad r = b - m + I - E$$

Die Wachstumsrate (r) der Population ergibt sich aus der Geburtenrate (b), der Sterberate (m), der Zuwanderungsrate (I) und der Abwanderungsrate (E); der Kurvenverlauf ist sigmoid mit einer anfänglichen Verzögerungsphase (lag-Phase), die in eine logarithmische Phase (log-Phase) übergeht und sich schließlich unter der Bremswirkung der artspezifischen Umweltkapazität (K = höchste dauerhaft existenzfähige Bestandszahl N) in eine Gleichgewichtsphase einpendelt, bei der alle Zuwachs- und Verlustfaktoren in einer dynamischen Balance stehen. Die Wachstumsrate r ist dabei artspezifisch, die Grenzkapazität K biotopspezifisch. Es ist leicht einzusehen, daß die rasch zur Stabilisierung des Bestandes führende logarithmische Wachstumsphase um so schneller erreicht wird, je größer der Bestand der Startpopulation ist. Umgekehrt ist die Verzögerung (und damit die Chance des vorzeitigen Aussterbens) zu Beginn der Bestandsentwicklung um so größer, je kleiner die Startpopulation ist. Bei Kenntnis der Wachstumsrate r läßt sich daher für jede Art die günstigste Größe der Startpopulation verhältnismäßig leicht bestimmen. Die Chancen für eine erfolgreiche Ansiedlung der Population werden daraus abschätzbar.

Die Größe von r ist aber noch in anderer Hinsicht außerordentlich bedeutsam. Sie charakterisiert nämlich den „populationsökologischen Typ“ der betreffenden Art.

Ein relativ hoher r-Wert bedeutet, daß es sich um eine sogenannte „r-selektierte" Art handelt, die sehr rasch ihre Bestände aufzubauen vermag und den Umweltwiderstand K häufig zunächst durchstößt, was zu einem nachfolgenden Populationszusammenbruch führt. Solche Arten neigen zu starken Bestandsfluktuationen und zu geringer Ortsbindung. Es sind zumeist Opportunisten, die sich ein kurzfristig auftretendes, günstiges Nahrungsangebot zunutze machen können. Die sogenannten „K-selektierten" Arten dagegen bauen langsam ihre Bestände auf und zeigen danach ein enges Pendeln um die Gleichgewichtsdichte. Sie sind ortsfest und neigen weniger zu starker Dispersion. Beide Typen stellen im Extremfall die Grenzwerte eines kontinuierlichen Spektrums an, das im konkreten Einzelfall eine Art irgendwo dazwischen einordnet (Pianka 1974).

Für die Praxis bedeutet dies, daß es sich bei Arten, die mehr in Richtung auf K-Typen gelagert sind, lohnt, mit größeren Individuenzahlen die Ausbürgerung zu beginnen, während bei r-Typen mit entsprechend geringeren Ausgangszahlen (und Kosten) zu rechnen ist.

Dem populationsdynamischen Typ wäre sodann noch der „ökologische Typ" anzufügen. Damit ist gemeint, in welchem Ausmaß eine Art als Spezialist, Generalist oder Opportunist einzustufen ist. Je spezialisierter eine Art ist, um so schwieriger wird es sein, sie erfolgreich einzubürgern, aber um so besser voraussagbar wird ihr Verhalten und umgekehrt. Am wenigsten zu beurteilen sind die „Opportunisten", da sich im neuen Lebensraum für sie unter Umständen Lebensbedingungen bieten, wie sie im bisherigen Verbreitungsareal noch nicht aufgetreten sind und dementsprechend nicht untersuchbar waren.

Die Grenzkapazität K eines Lebensraumes wird für eine bestimmte Art nun nicht alleine vom verfügbaren Nahrungsangebot bestimmt, sondern auch von Art und Ausmaß der Konkurrenz durch andere Arten. Jede Art, die in eine Lebensgemeinschaft hineinkommt, muß sich „einnischen", d. h. sie muß genügend Möglichkeiten für ihre eigenen Lebensfunktionen entgegen dem Druck der Konkurrenten für sich sichern können. Es ergeben sich daher für neu hinzukommende Arten drei Möglichkeiten für eine erfolgreiche Integration in die Biocoenose: 1. sie können „leere Nischen" neu besetzen, 2. sie können sich eine teilweise gefüllte Nische mit einer anderen Art teilen und sie können 3. ihre Konkurrenten verdrängen. Während in den ersten beiden Fällen die Artenzahl absolut zunimmt, bleibt sie im Falle der Verdrängung bestenfalls gleich oder nimmt ab, wenn mehr als eine Art verdrängt wird. Da es für jede Biocoenose eine dichteste Packung von Arten gibt, sinken die Chancen für eine Integration ohne Verdrängung anderer Arten mit dem Grad der Gefülltheit. Gleichzeitig sinken aber auch die Chancen für eine Etablierung fremder Arten, so daß die Einführung um so leichter ist, je verarmter die Lebensgemeinschaften sind. Die reichhaltigen, gefüllten haben dagegen eine natürliche Sicherung gegen das Eindringen exotischer Formen. In den artenreichen tropischen Lebensräumen ist es nur vergleichsweise sehr wenigen fremden Arten — und diesen nur in enger Verbindung mit menschlichen Siedlungen — gelungen, Fuß zu fassen. Die Konkurrenz ist daher in artenreichen Lebensgemeinschaften ein wesentlicher Mechanismus, der vor dem Eindringen fremder Arten zu „schützen" vermag. Je mehr Arten aber nun beisammen leben und um die gleichen Ressourcen konkurrieren, um so geringer ist die Möglichkeit der Übervermehrung für eine einzelne Art. Gut gefüllte Lebensgemeinschaften können daher eine wesentliche Grundlage für das Verhindern von Übernutzungen sein (vgl. Einleitung). Aus dieser Sicht stellt sich die Einbürgerung bzw. Einführung von Arten durchaus als eine gut begründbare ökologische Notwendigkeit dar.

Auf dieser Basis sollen nachfolgend einige Beispiele von Ein- bzw. Wiedereinbürgerungen erläutert werden.

## Beispiele für Einbürgerungen von Pflanzenfressern

### Wiedereinbürgerungen

Beispiel Biber *(Castorf fiber* und *Castor canadensis).*
Keine ökologische Schädigung der Biotope, sondern vollständige Integration in die Biocoenosen nach den Erfahrungen in der UdSSR, in Skandinavien und in Bayern (Niethammer 1963; Djoshkin und Safonow 1972; Reichholf 1976).

### Neueinbürgerungen

Grauhörnchen *(Sciurus carolinensis)* in England — Verdrängung des Eichhörnchens *(Sciurus vulgaris),* doch offenbar nur partiell!

Damhirsch *(Dama dama)* — vollständige Integration.

Bisamratte *(Ondatra zibethica)* — trotz explosionsartiger Ausbreitung erstaunlich gute Integration in den Biocoenosen ohne ökologische Schäden; Bewertung bisher nur nach wissenschaftlichen Gesichtspunkten! (Reichholf 1975).

Kaninchen *(Oryctolagus cunniculus)* — vollständige Integration trotz starker Populationsschwankungen; nach Ausfall der Bestandsregelung durch Beutegreifer wurden seuchenartige Krankheiten als Regulationsfaktoren wirksam (Myxomatose, Coccidiose). Sehr problematisch dagegen im völlig „unpassenden" Australien, wo für diese r-selektierte Art zweifellos überoptimale Verhältnisse geboten waren.

*Placentalia* in Australien — trotz der vielfach vertretenen Ansicht, daß mit der Einführung moderner Säugetiere die australische Beuteltierfauna schwer geschädigt worden sei, läßt sich nach neuesten Untersuchungen keine Unterlegenheit in der Konkurrenzfähigkeit der Marsupialia nachweisen (Moeller 1975). Zweifellos wurde hier vorschnell geurteilt, ohne daß entsprechende Untersuchungen einen kausalen Zusammenhang nachgewiesen hatten.

Höckerschwan *(Cygnus olor)* — diese Art sei hier zum Abschluß der sicher recht willkürlich zusammengestellten Liste angeführt, weil bei ihr die vollständige Integration in gut mit Arten gefüllten Lebensgemeinschaften unmittelbar nachgewiesen werden konnte (Reichholf 1973). Selbst intensive menschliche Zufütterung im Winter schaffte es nicht, diese Art der Kontrolle durch die Konkurrenten zu entziehen!

Insgesamt ergibt sich ein überraschend positives Bild der Auswirkungen von Ein- und Wiedereinbürgerungen im Bereich pflanzenfressender Warmblüter. Es ist kein Fall bekannt, wo im Bereich von Europa eine eingeführte Art eine bodenständige vollständig verdrängt hätte, und nur im Falle des Grauhörnchens zeigt sich eine partielle Verdrängung. Eine Gesamtbilanz für die britische Säugetierfauna (nach Corbet 1974) ergibt, daß von den gegenwärtig 56 heimischen Arten 14 (= 25 %) neu eingeführt worden sind und nur eine davon verursachte lokal negative Auswirkungen auf eine heimische (Grauhörnchen). Keine einzige beeinträchtigte dagegen auch nur annähernd so die Funktionsfähigkeit der Ökosysteme, wie es die künstlich überhöhten Bestände des heimischen Schalenwildes tun. Die 14 neuen Arten müssen somit als Bereicherung gewertet werden, zumindest wenn man das ökologisch-funktionelle Maß zur Grundlage nimmt.

## Folgerungen

### Aus der „Sicht" der Biocoenose

- Auffüllung verarmter Biocoenosen ist zu bejahen,
- Überfüllung und Übernutzung sind zu vermeiden, denn die natürliche Aussterberate von Arten steht in einem dynamischen Gleichgewicht mit der Neuansiedlungsrate. Dieser Gleichgewichtszustand bestimmt die Menge der koexistenzfähigen Arten (MacArthur und Wilson 1967). Ein Zuviel an Arten steigert daher die Aussterbewahrscheinlichkeit, insbesondere der schon seltenen Arten.
- (Wieder-)Einbürgerungen können unter Umständen die Nischenerweiterung der kulturfolgenden Arten wieder einschränken.
- Stabilität und Produktivität der Biocoenosen sollten als Grundmaß für die Beurteilung einer einzuführenden Art herangezogen werden.

### Aus der „Sicht" der einzubürgernden Art

- die ökologische Position der einzubürgernden Art sollte in der betreffenden Biocoenose unbesetzt sein,
- es muß die Nahrungsgrundlage für eine selbständig existenzfähige Population vorhanden sein (Bestimmung von K!),
- die zu erwartenden natürlichen Feinde der einzubürgernden Art sollten Generalisten und keine Spezialisten sein, damit sie sich erst nach einer Schwellenreaktion auf die Beutedichte der neuen Art einstellen können.

## Bedingungen für Einbürgerungen

- unvollständige Füllung der betreffenden Biocoenose mit Arten,
- ökologische, ökonomische und gesundheitliche Unbedenklichkeit.

Um diese Vorbedingungen hinreichend genau zu durchleuchten, ist es notwendig, daß vor(!) der beabsichtigten Einbürgerung die Struktur der betreffenden Biocoenose ermittelt wird. Es muß die Fundamentalnische aus der Realnische der einzuführenden Arten abschätzbar sein (Terminologie nach Hutchinson aus Odum 1959), so daß die Möglichkeit einer Nischenerweiterung im konkurrenzarmen, neuen Lebensraum ausgeschlossen werden kann. Es müssen Kolonisationstyp, Mindestgröße der Startpopulation und Grenzkapazität des neuen Lebensraumes bestimmt sowie die möglichen Krankheiten, Parasiten und Zwischenwirtsfunktionen der einzuführenden Art bekannt sein. Erst wenn alle diese ökologischen Voraussetzungen erfüllt und alle wesentlichen biologischen Charakteristika der einzubürgernden Art erfaßt sind, ist eine Aussetzung unter Beachtung der populationsökologischen Notwendigkeiten zu rechtfertigen — und sie wird dann auch Aussicht auf Erfolg haben!

#### Zusammenfassende Thesen

1. Wiedereinbürgerungen sind weniger problematisch als Neueinbürgerungen.
2. Pflanzenfresser sind leichter als Arten höherer trophischer Positionen einzubürgern; sie nehmen aber größeren Einfluß auf die Produktivität der Ökosysteme.
3. Es wurde bislang viel zu wenig differenziert zwischen wirtschaftlichen und ökologischen Folgen von Einbürgerungen, und es wurde ein überholtes „Nutzen-Schaden-Konzept" vielfach als Grundlage einer „ökologischen" Beurteilung herangezogen.
4. Die weitaus überwiegend positive Bilanz von Wiedereinbürgerungen und die erstaunlich positiven Ergebnisse von Neueinbürgerungen in ökologisch verarmten Gebieten der

Kulturlandschaft rechtfertigen weitere Anstrengungen in Richtung auf ein rationales Management von Einbürgerungsversuchen unter Berücksichtigung der ökologischen Grundlagen.
5. Einbürgerungsversuche nach dem (bisherigen) Prinzip von Versuch und Irrtum sind abzulehnen.

**Summary**

*Introduction and re-introduction of herbivore mammals*

Modern land use practices have changed the natural pattern of distribution and abundance of animal species quite thoroughly. In order to maintain a high degree of species diversity, which may be essential for the future existence of wildlife in the man-made ecosystems, a new design of faunal composition should be taken into consideration. Therefore the idea is put forward that introducing new species should be considered to be a potentially useful tool for an ecologically based wildlife management and not a heresy a priori. This argument is based on the relatively high success of the introduction of a number of species in Europe, most of which showed the capacity to integrate into the local communities without serious disturbations. Even the much greater number of unsuccessful introductions did not threaten the natural communities provided that they were left without further human assistance. But there is still a large gap to bridge between theoretical animal ecology or dynamic zoogeography on the one side and the practice of nature conservation and sportsmen's attitude on the other.

**Literatur**

Corbet, C. (1974): In: The Changing Flora and Fauna of Britain. Ed. by Hawksworth. London: Academic Press.

Djoshkin, W. W.; Safonow, W. G. (1972): Die Biber der Alten und Neuen Welt. Neue Brehm-Bücherei 437. Wittenberg: A. Ziemsen.

Elton, C. S. (1958): The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London: Methuen.

Krebs, C. J. (1972): Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. New York, London: Harper and Row.

MacArthur, R. H.; Wilson, E. O. (1967): Biographie der Inseln. München: Goldmann.

Margalef, R. (1968): Perspectives in ecological theory. Chicago, London: Univ. Chicago Press.

Mayr, E. (1967): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Moeller, H. (1975): Sind die Beutler den plazentalen Säugern unterlegen? Säugetierkdl. Mitt. **23**, 19—29.

Niethammer, G. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

Nowak, E. (1975): Die Ausbreitung der Tiere, dargestellt an 28 Arten in Europa. Neue Brehm-Bücherei 480. Wittenberg: A. Ziemsen.

Odum, E. P. (1959): Fundamentals of Ecology. Philadelphia: Saunders.

Odum, T. H. (1971): Environment. Power and Society. New York: Wiley.

Pianka, E. R. (1974): Evolutionary ecology. New York und London: Harper and Row.

Reichholf, J. (1973): Die Bestandsentwicklung des Höckerschwans *(Cygnus olor)* und seine Einordnung in das Ökosystem der Innstauseen. Anz. orn. Ges. Bayern **12**, 15—46.

Reichholf, J. (1975): Zur Nahrungsökologie der Bisamratte *(Ondatra zibethica*, Rodentia, Microtinae) am unteren Inn. Faun. ökol. Mitt. **5**, 1—9.

— (1976): Zur Wiedereinbürgerung des Bibers *(Castor fiber* L.). Natur u. Landschaft **51**, 41—44.

Remmert, H. (1973): Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen. J. Orn. **114**, 227—249.

Udvardy, M. D. F. (1969): Dynamic Zoogeography. New York: Van Nostrand Reinhold.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung, Maria-Ward-Straße 1 b, D-8000 München 19

# BUCHBESPRECHUNGEN

PIELOWSKI, Z.; PUCEK, Z. (eds.): **Ecology and management of European hare populations.** Warszawa 1976. 286 S. Vertrieb: Foreign Trade Enterprise, Ars Polona – Ruc, 7 Krakowskie – Przedmieście, P. O. Box 1001,00 068 Warszawa.

Im Jahre 1974 veranstaltete der polnische Jagdverband ein Symposium „Ecology and management of European hare populations". Nunmehr liegt eine Zusammenstellung der Referate dieser Tagung in Buchform unter gleichem Titel vor. Die einleitenden Beiträge beleuchten die Situation der Feldhasenbestände in verschiedenen europäischen Ländern. Weitere Themenkreise sind: Populationsdynamik, Wachstum, Methoden der Altersbestimmung, Ernährung, Einfluß von Raubwild und Parasiten, Bedeutung landwirtschaftlicher Maßnahmen für den Hasenbesatz, Wildschaden, jagdliche Bewirtschaftung. Es sind insgesamt 43 verschiedene Beiträge, welche einen Einblick in den gegenwärtigen Forschungsstand über den Feldhasen vermitteln und damit einem weit gestreuten Interessentenkreis Informationen liefern, die insbesondere im Rahmen der Diskussion von Problemen des Umweltschutzes und der Ökologie notwendig und wertvoll sind. G. HEIDEMANN, München

VOGEL, CHR.: **Ökologie, Lebensweise und Sozialverhalten der grauen Languren in verschiedenen Biotopen Indiens.** „Fortschritte der Verhaltensforschung" H. 17. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1976. 160 S., 40 Abb., 14 Tab. 44,– DM.

Vom Hulman sind eine erstaunliche innerartliche Variabilität der Lebensweise und des Sozialverhaltens sowie große Unterschiede der von verschiedenen Populationen bewohnten Biotope bekannt. An Versuchen, die beobachteten Verhaltensunterschiede im Sinne einer Anpassung an spezielle ökologische Bedingungen zu deuten, hat es nicht gefehlt. Die vorliegende Arbeit bringt jedoch die erste sorgfältige und mit denselben Methoden erarbeitete Analyse der Ökologie und des Verhaltens von zwei sich in jeder Hinsicht stark unterscheidenden Populationen. Von September bis November 1968 wurden Gruppen von *Presbytis entellus schistaceus* im gemischten Monsunwald der Kumaon-Hills am Südhang des Himalaya (Bhimtal, 900—1500 m ü. M.) und Gruppen von *Presbytis entellus entellus* im tropischen Dornwald der Trockenebene von Rajasthan (Sariska, 400 m ü. M.) beobachtet. Aus der Fülle der Ergebnisse sollen hier nur wenige ausgewählt werden, um den Umfang der Untersuchungen anzudeuten. In Sariska werden das ganze Jahr über Junge geboren, in Bhimtal nur im April und Mai. Die Gruppen in Sariska sind größer und haben größere „home ranges". Die Hulmans von Sariska fliehen eher am Boden, die von Bhimtal durch die Baumkronen. Sie schlafen in Sariska in verstreuten Untergruppen in kleineren Baumkronen, in Bhimtal in der Regel in hohen Baumkronen. Daneben übernachten Angehörige beider Populationen auch in Felswänden. Markante ethologische Unterschiede bestehen beispielsweise im Aufforderungsverhalten der Weibchen zur Paarung und in der akustischen Kommunikation. Es liegt nahe, viele der beobachteten Unterschiede als Adaptationen an die speziellen Bedingungen zu deuten. Ob sie genetisch fixiert oder modifikatorisch, zum Beispiel auch durch Traditionen bedingt sind, könnten Gefangenschaftsbeobachtungen und Transplantationsexperimente (Verbringen von Individuen oder Gruppen in fremde Biotope) klären. — Da in die Diskussion nicht nur die von anderen Autoren an *Presbytis entellus* erhobenen Befunde, sondern auch Hinweise auf andere Primaten eingearbeitet sind und allgemein biologische Fragestellungen klar herausgearbeitet werden, dürfte der sehr gut ausgestattete Band einen wesentlich breiteren Kreis ansprechen, als es der Titel zunächst vermuten läßt. H.-J. KUHN, Göttingen

ULOTH, W.: **Das Muffelwild.** Die Neue Brehm-Bücherei 491. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen 1976. Vertrieb für Bundesrepublik Deutschland, Österreich, Schweiz: Verlag J. Neumann-Neudamm KG, Melsungen. 104 S., 43 Abb., 20 Tab., M 8,20.

Die rezenten Wildschafe leben fast ausschließlich als isolierte Populationen in Restbiotopen entlegener Hochgebirgssteppen der nördlichen Erdhalbkugel. Als kleinstes der paläarktischen Wildschafe lebte und lebt noch heute in geringen Restbeständen das Mufflon in montanen

Reliktarealen einiger Mittelmeerinseln. Es ist anzunehmen, daß dieses europäische Wildschaf heute stark vom Aussterben bedroht wäre, wenn nicht in der Mitte des 18. Jahrh. planmäßig Muffelwild aus Korsika und Sardinien auf dem europäischen Festland erfolgreich angesiedelt worden wäre. Die Beliebtheit dieses jagdbaren „Trophäenwildes" spiegelt sich heute sogar in einer gelungenen Einbürgerung in Teilen von Nord- und Südamerika, den Hawaii Inseln und den Kerguelen wider. Allerdings besteht durch Züchtung eines Wildschafes mit hoher Trophäenqualität und durch unkontrollierte Hausschafeinkreuzung erheblicher Zweifel an der Reinheit dieser Muffelwildbestände. Es ist sicherlich das Hauptanliegen des Verfassers, wenn er sehr gründlich, mit ausführlichem Literaturnachweis, den Verbreitungsweg in Europa und Übersee verfolgt und Bestandsaufnahme macht über das Muffelwildvorkommen der Welt.

Daneben werden aber auch Körperbau — hier besonders Trophäe und Gebiß als Grundlage für Altersbestimmungen —, Ernährung und Stoffwechsel, Sinnesleistung und Verhalten, Fortpflanzung und Populationsentwicklung sowie Krankheiten des Muffelwilds als Grundlage für Bewirtschaftung und Jagd behandelt.

Insgesamt ist der Band nicht nur für Jäger, sondern auch für den Naturfreund, der sich ausführlicher mit dem Muffelwild befassen möchte, zu empfehlen. P. Ebinger, Hannover

Briedermann, L.; Still, V.: **Die Gemse des Elbsandsteingebietes.** Die neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen-Verlag 1976. Vertrieb für Bundesrepublik Deutschland, Österreich u. Schweiz: Verlag J. Neumann-Neudamm, Melsungen. 136 S., 67 Abb., M 11,30.

In einer sorgfältig durchgeführten Studie zeigen die Verfasser zunächst die weit in die Vergangenheit reichende Einbürgerungsgeschichte und Bestandesentwicklung der Gemse im Elbsandsteingebiet auf. Es folgen Ergebnisse über Untersuchungen zur Lebensweise, Verluste, Feinde, zur Populationsstruktur, Morphologie und schließlich zur Jagd und Hege sowie zum Schutz. Demnach hat sich der Bestand mit etwa 120 bis 130 Individuen im Einbürgerungsgebiet fest etabliert. Er zeichnet sich durch eine stabile Lebensfähigkeit aus und weist in seiner Biologie keine wesentlichen Unterschiede zu Gemsen im ursprünglichen Lebensraum auf. Erstaunlich die jährliche Zuwachsrate von 80 Prozent der vorhandenen geschlechtsreifen Weibchen. Eine langfristige Bestandesvergrößerung wird dadurch allerdings, bedingt durch zahlenmäßig der Zuwachsrate entsprechende Verluste, nicht erreicht. In Anbetracht der Tatsache, daß Einbürgerungen — u. U. folgenreiche Experimente — in der Mehrzahl der Fälle nur sehr laienhaft geplant, durchgeführt und beobachtet werden, ist diese Arbeit außerordentlich verdienstvoll und sei als Lektüre sehr empfohlen. G. Heidemann, München

Gottlieb, G. (ed.): **Studies on the development of behavior and the nervous system.** Vol. 1: Behavioral embryology. New York: Academic Press 1973. 369 pp., $ 24.50. Vol. 2: Aspects of neurogenesis. 287 pp., New York: Academic Press 1974. $ 19.50. Vol. 3: Neural and behavioral specificity. New York: Academic Press 1976. 352 pp., $ 28.50.

Neben der Erforschung von Beziehungen zwischen Hirnorganisation und Verhalten in stammesgeschichtlicher Sicht sind Parallelen zwischen ontogenetischer Hirnentwicklung und Verhaltensentwicklung gleichfalls von Interesse. Die vorliegenden Bücher geben in ausgewählten Referaten mehrerer Autoren einen Überblick zu dieser Thematik. Einleitend weist Gottlieb auf Möglichkeiten einer Synthese der Ergebnisse aus Verhaltensforschung und Hirnforschung hin. Zwischen beiden Disziplinen ergeben sich Kreuzbeziehungen über die Entwicklungszeit. Verhaltensuntersuchungen am Embryo und postnatalen Entwicklungsstadien erfassen spezifische Aktivitäten, insbesondere die Manifestation von sinnesabhängigen und lokomotorischen Funktionen. Parallel dazu sind Maturationsstadien spezifischer neuronaler Systeme neuroanatomisch in Anzahl und Differenzierungsgrad von Nervenzellen, sowie Größenentwicklung bestimmter Hirnregionen zu erfassen. Als relevante Fragestellung dieser Synthese gilt es zu klären, ob eine einseitige Beziehung von Struktur zu Funktion besteht, oder ob Struktur und Funktion sich gegenseitig beeinflussen können. An einer gewissen Plastizität neuronaler Systeme kann nicht gezweifelt werden. In sehr frühen Stadien der Neurogenese mag der genetischen Praedetermination und Chemoaffinitäten zwischen Nervenzellen eine entscheidende Rolle bei der Entwicklung nach bestimmtem Muster zukommen. Jedoch steht die weitere Reifung von Neuronen in späteren Stadien unter dem Einfluß exogener Stimulation über Sinnesorgane, Nerven und unter hormonaler Wirkung. Volle Entwicklung jedes Neurons ist offenbar von äußeren Einflüssen abhängig. Im Normalfall ergeben sich dann auch artspezifische Entwicklungsprozesse. Verarmung von Umwelteinflüssen

zu bestimmten Zeiten führt dazu, daß sich nur wenige entsprechende Neurone entwickeln, andere atrophieren oder bleiben unentwickelt. Bei jungen, unerfahrenen Tieren müssen deshalb Nervenzellen für exogene Beeinflussungen empfänglich sein. Die Zeitpunkte sind für einzelne zentralnervöse Funktionssysteme artspezifisch verschieden und größtenteils unbekannt.

Insgesamt ergeben sich mehrere interessante Aspekte für weitere Vertiefung und Auseinandersetzung mit der Thematik, weil die Ontogenese als Motor für stammesgeschichtliche Entfaltung und Evolution bewertet werden kann. Nicht nur Säugetierkundler und Zoologen verschiedener Disziplinen, sondern auch Entwicklungspsychologen werden diesen Büchern Aufmerksamkeit schenken. D. Kruska, Hannover

Scheunert, A.; Trautmann, A.: **Lehrbuch der Veterinär-Physiologie.** 6. neubearb. Aufl. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1976. 1012 S., 338 Abb., 146 Tab., DM 220,—.

Das 1939 erstmals erschienene große Lehrbuch der Veterinär-Physiologie liegt nunmehr in völlig neu bearbeiteter 6. Auflage vor. Die Bearbeitung teilen sich 21 namhafte Autoren. Neu eingefügt sind Kapitel über allgemeine Zellbiologie (H. Eder), über Physiologie biologischer Membranen (G. Wittke), über Enzym-Physiologie (J. Schole) und über biologische Regulationen (A. Wels). Damit wird dem Werk eine nützliche und zuverlässige Grundlage über allgemeine Biologie der Lebensvorgänge vorausgeschickt. Der spezielle Teil ist gründlich neu bearbeitet worden und durch Beiträge über Leberfunktion, Wachstum und Stoffwechsel der Spurenelemente ergänzt. Die Abschnitte über Physiologie des Nervensystems und der Sinnesorgane wurden sinnvoll ineinander integriert. Ein kurzer Beitrag über Verhaltensphysiologie (A. Kment und G. Hofecker) beschließt das Werk.

Das Buch wird auch weiterhin als großes Lehrbuch für Veterinärmediziner seinen Rang behaupten und kann darüber hinaus als wichtiges Nachschlagewerk für alle Disziplinen, die an der Physiologie der Säugetiere interessiert sind, warm empfohlen werden.

D. Starck, Frankfurt/M.

Boessneck, J.: **Tell El-Dab'a III.** Die Tierknochenfunde 1966 — 1969. Untersuchungen der Zweigstelle Kairo des Österreichischen Archäologischen Institutes. Denkschriften der Gesamtakademie, Bd. V. Wien: Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 1976. 42 S., 16 Taf., 4 Tab., brosch. DM 30,—.

Nach einer Einführung in die zeitlichen und topographischen Verhältnisse des Ruinenhügels Tell El-Dab'a werden für jeden Grabungsbereich alle Knochen einzeln aufgeführt. Diese differenzierte Funddokumentation soll die Bedeutung der Tierarten im Brauchtum für die Toten verdeutlichen, ist doch ein großer Teil des Fundmaterials Gräbern zuzuordnen. Es konnte ermittelt werden, daß Tierkörper — mit Ausnahme der Equiden — in zerlegtem Zustand den Toten beigegeben wurden. Fleischbeigaben stammten in erster Linie vom Rind, gefolgt vom Schaf. Dieser Befund, die große Bedeutung des Rindes als Haustier in Altägypten, spiegelt sich auch in künstlerischen Darstellungen wider.

Alle im Fundgut vertretenen Arten werden gesondert besprochen, wobei stets versucht wird, sie gestaltlich näher zu charakterisieren, z. B. durch Größenangaben und Hornformen. Beigefügte Maßtabellen ergänzen diese Einzeldarstellungen. Vielfache Vergleiche der Knochenfunde mit Tierdarstellungen auf Wandbildern erlauben eine bessere Bewertung solcher Werke hinsichtlich der Bedeutung der einzelnen Arten.

Nicht zuletzt hierin sieht der Autor die Bedeutung solchen Fundmaterials, selbst wenn es wie hier sehr schlecht erhalten ist. Wegen des schlechten Erhaltungszustandes der Knochenfunde und ihrer ungleichartigen Zusammensetzung hat der Autor auf eine zusammenfassende Funddarstellung verzichtet, die in diesem Falle kaum zu bewerten gewesen wäre. Allerdings erscheint mir die detaillierte Aufschlüsselung nach Planum und Stratum ebenfalls unbefriedigend, da der Leser kaum Übersicht über das Fundmaterial gewinnen kann.

D. Heinrich, Kiel

Fiedler, W.: **Tiergarten Schönbrunn — Geschichte und Aufgaben.** Wien: Verband der Wissenschaftlichen Gesellschaft Österreichs 1976. 197 S., 68 Abb., öS 190.00.

Die Entwicklung der Säugetierkunde ist mit Zoologischen Gärten auf das engste verknüpft. Heute wird an Zoologischen Gärten in der Öffentlichkeit oft Kritik in verschiedenster Sicht geübt, obgleich sich eine Tiergartenbiologie entwickelte und mannigfache Zuchterfolge zu verzeichnen sind. Auch Säugetierforscher sind daher gehalten, sich mit Problemen der Tierhaltung in Zoologischen Gärten und in Tierschaustellungen, welche unter vielfältigen

Namen heute vielerorts entstanden sind und entstehen, auseinanderzusetzen und neue wissenschaftliche Einsichten zu dieser weitreichenden Problematik in eigenem Interesse beizutragen. Zu dieser Aufgabe bietet das Büchlein über den Tiergarten Schönbrunn, welches WALTER FIEDLER herausgegeben hat, sehr nützliche Hilfen. Es ist kein Zooführer, führt aber in Zooaufgaben und Zooprobleme trefflich ein. F. SCHALLER gibt einen Beitrag über die Geschichte der wissenschaftlichen Einstellung zum Tier. W. HIRSCHBERG berichtet über Tierhaltung bei Naturvölkern. W. FIEDLER über Tiergärten im Altertum und Mittelalter, U. GIESE über solche in der Renaissance und im Barock. Diesen allgemeineren Berichten folgen Darstellungen, welche interessante Einblicke in die Geschichte und die modernen Aufgaben des Schönbrunner Tierparks gewähren. W. HERRE, Kiel

**IUCN: Promotion of the Establishment of Marine Parks and Reserves in the Northern Indian Ocean including the Red Sea and Persian Gulf.** IUCN Publ. New Series No. 35, 1976, Morges. 169 S., US $ 6.00.

In den Beiträgen des 1975 in Teheran abgehaltenen Symposions über die Bedeutung mariner Nationalparks werden die noch großen Wissenslücken über die ökologischen Beziehungen in diesem Bereich, aber auch die Notwendigkeit zur Schaffung und zum Management solcher mariner Parks offenbar. Auch die Küstenregion wird hierbei als ambivalentes Ökosystem zwischen Meer und Land in die Überlegungen mit einbezogen. Umweltverschmutzung und Zerstörung des Lebensraumes aus Unkenntnis durch den Menschen sind auch in diesen geographischen Breiten weit fortgeschritten. Es gilt deshalb, nicht nur bestimmte Pflanzen- und Tierarten wie den Dugong zu schützen, sondern die Parks müssen auch als Regenerationszone für andere Teile des Meeres dienen. Deshalb ist die Schaffung mariner Nationalparks nicht nur eine naturschützerische Aufgabe, sondern auch von eminent wirtschaftlicher Bedeutung. J. LANGE, Stuttgart

ANDEREGG, R. (Ed): **Key-Word-Index of Wildlife Research.** Vol. III. Schweizerische Dokumentationsstelle für Wildforschung, Universität Zürich, 1976. 254 S.

Nach bewährtem Vorbild der letzten Jahre legen die Verfasser wiederum in deutscher und englischer Sprache einen Überblick über mehr als 3500 wildbiologische Publikationen der Jahre 1973/75 (Stichtag 5. 4. 1976) vor. Neben dem Stichwortverzeichnis enthält der vorliegende Band III ein Autoren- und Titelverzeichnis, eine Liste der verwendeten Stichworte mit Synonymen, eine Liste der Tierarten mit wissenschaftlicher und dreisprachiger populärer Benennung und eine Liste der berücksichtigten Zeitschriften. Alles in allem ist auch Band III wieder eine gute Hilfe, um sich schnell über neuere Publikationen mit wildbiologischer Themenstellung zu orientieren. J. LANGE, Stuttgart

WEERD, A. VAN DE : **Rodent Faunas of the Mio-Pliocene Continental Sediments of the Teruel-Alfambra Region, Spain.** Utrecht Micropaleontological Bulletins, Special Publication Nr. 2, 1975. 218 S., 16 Taf., 30 Abb., Dfl. 63,—.

Nagetiere sind heute von sehr großer Bedeutung für die Biostratigraphie nichtmariner jungtertiärer Ablagerungen. NO-Spanien nimmt eine besondere Stellung ein, da die Verhältnisse dort den Ausgang für die Unterteilung des kontinentalen Unterpliozäns in einen älteren (Vallesium) und jüngeren (Turolium) Abschnitt bildeten. Das Becken von Teruel, in dem das Untersuchungsgebiet liegt, ist für seine zahlreichen neogenen Säugerfaunen bekannt, und hier befindet sich auch der Stratotyp des Turolium.

Der Verfasser stellt aus 34 Fundstellen 46 Nager-Taxa vor (7 neue unter den Muridae und Cricetodontinae, eine neue Gliridae-Gattung), die insgesamt das obere Vallesium, Turolium und Ruscinium (Mittel-/Oberpliozän) umfassen. Es werden anhand von Veränderungen in den Muridenfaunen 6 Biozonen errichtet, die für das Unterpliozän ein weitgehend lückenloses Bild der lokalen Faunengeschichte erkennen lassen. Bezeichnend für das Vallesium und Turolium SW-Europas ist die Dominanz der Muriden (im Untersuchungsgebiet 75 fast 100 % der Nager). Im Ruscinium werden sie von Arvicoliden und Trilophomyiden abgelöst, wofür eine allgemeine Abkühlung verantwortlich sein könnte.

Eigene Kapitel sind der Lithostratigraphie, der Beschreibung der Fundstellen und den Korrelationen mit vorliegenden biostratigraphischen Gliederungen sowie europäischen Lokalitäten außerhalb des Gebiets gewidmet.

Das Nager-Material ist durch Beschreibungen, Maßtabellen und Tafelabbildungen vorzüglich dokumentiert. G. STORCH, Frankfurt/M.

---

*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

# Mammalia depicta

Beihefte zur „Zeitschrift für Säugetierkunde", herausgegeben von Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover.

„Mammalia depicta" ist eine Monographien-Serie über Säugetiere. Sie soll dazu beitragen, das verstreute Einzelwissen kritisch zu sichten und in biologischer Schau zusammenfassend darzustellen. Im Geiste moderner Systematik werden ferner Neubearbeitungen über geographische Variabilität und Stammesgeschichte einzelner Säugetierarten oder einander verwandter Formen vorgelegt. Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Hefte mit einem Nachlaß von 20 %.

## 1. Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum

*(Capra ibex* L.). Ein ökologischer Vergleich. Von Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich. 1966. 85 Seiten, 40 Abb., 13 Tab. Kart. 20,— DM.

## 2. Der Blaubock

*(Hippotragus leucophaeus* Pallas, 1766). Eine Dokumentation. Von Dr. Erna Mohr. 1967. 81 Seiten, 53 Abb., 5 Tab. Kart. 32,— DM.

## 3. Succession of Rodent Faunas During the Upper Pleistocene of Israel

Morphologie, Taxonomie und Systematik der Nagetierfauna in Israel während des Jüngeren Pleistizäns. Von Dr. Eitan Tchernov, Jerusalem. 1968. 152 Seiten, 130 Abb. und Diagramme, 40 Tab. Text in Englisch. Kart. 52,— DM.

## 4. Das Sozialverhalten des Rehes

*(Capreolus capreolus* L.). Eine Feldstudie. Von Dr. Fred Kurt, Zürich. Eine 2., neubearb. Aufl. ist geplant. Ca. 102 Seiten, ca. 30 Abb., ca. 22 Tab. Kart.

## 5. Ecology and Behaviour of the Black Rhinoceros

*(Diceros bicornis* L.). A Field Study. Von Prof. Dr. Rudolf Schenkel, Basel, und Dr. Lotte Schenkel-Hulliger, Basel. 1969. 101 Seiten, 26 Abb., 7 Tab. Text in Englisch. Kart. 28,— DM.

## 6. The Biology and Behaviour of the Reedbuck in the Kruger National Park

*(Redunca arundinum* Boddaert, 1785). Von Dr. Hartmut Jungius, Kiel. 1971. 106 Seiten, 32 Abb., 20 Tab. Text in Englisch. Kart. 34,— DM.

## 7. The Population Dynamics of the Waterbuck in the Sabi-Sand Wildtuin

*(Kobus ellipsiprymnus* Ogilby, 1833). Von Harry J. Herbert, Dett/Rhodesia. 1972. 68 Seiten, 36 Abb., 15 Tab. Text in Englisch. Kart. 34,— DM.

## 8. Lebensweise und Bedeutung des Luchses in der Kulturlandschaft

dargestellt anhand der Ausrottungsgeschichte in der Schweiz. Von Dr. Kurt Eiberle, Zürich. 1972. 65 Seiten, 11 Abb., 4 Tab. Kart. 28,— DM.

## 9. Zur Biologie des Damwildes

*(Cervus dama* Linné, 1758). Von Dr. Günter Heidemann, Kiel. 1973. 95 Seiten, 27 Abb., 4 Tab. Kart. 36,— DM.

## 10. Ökologie und Verhalten des Banteng *(Bos javanicus)* in Java

Eine Feldstudie. Von Dr. Ulrich Halder, Basel. 1976. 124 Seiten, 85 Abb., 20 Tab. Kart. 54,— DM.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · HEFT 4

August 1977



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt



*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey


Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Herr Prof. Dr. M. Röhrs, Hannover.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.





*Fortsetzung 3. Umschlagseite*





Z. Säugetierkunde 42 (1977) 4, 201—264
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (4), 201—264 (1977)

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
VERLAG PAUL PAREY, HAMBURG UND BERLIN

# REDAKTIONELLE RICHTLINIEN (Stand 1977)

## I. Themenbereich

Die Zeitschrift für Säugetierkunde ist das Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Das Verlagsrecht liegt beim Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Die Zeitschrift dient in Übereinstimmung mit der Satzung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde vom 6.10.1965 der Förderung der Säugetierforschung.

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde . Die Veröffentlichungssprachen sind Deutsch, Englisch oder Französisch. Die Zeitschrift erscheint 6 x jährlich im Umfang von 64 Seiten je Heft.

## II. Einsendung und Annahme der Manuskripte

Manuskripte zur Veröffentlichung sind einzusenden an einen der Herausgeber oder die Schriftleitung der Zeitschrift für Säugetierkunde, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover.

Über die Annahme von Manuskripten zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde wird gemäß Geschäftsordnung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde entschieden.

Als Eingangsdatum des Manuskriptes, das bei der Veröffentlichung der Arbeit angegeben wird, gilt grundsätzlich das Datum des ersten Einganges bei der Schriftleitung, unabhängig davon, ob das Manuskript dem Autor wegen Änderungen oder Kürzungen zur Bearbeitung zurückgeschickt werden mußte. Bei notwendigen Änderungen läßt sich allerdings eine längere Frist zwischen dem ersten Eingangstag und der Drucklegung des überarbeiteten Manuskriptes nicht vermeiden.

Schriftwechsel, der die technische Drucklegung betrifft, ist an die Anschrift der Verlagsbuchhandlung Paul Parey zu richten:

Spitalerstraße 12
D-2000 Hamburg 1

## III. Beschaffenheit der Manuskripte

### 1. Äußere Form

Die Manuskripte sind 2-fach in einer der Veröffentlichungssprachen der Zeitschrift einzureichen. Sie sind mit Schreibmaschine, möglichst auf DIN A 4-Blättern (21 x 29,7 cm), mit einem linken Heftrand von 4 cm und einem doppelten Zeilenabstand zu schreiben. Jeder Originalarbeit ist eine deutsche Zusammenfassung mit englischer Titelübersetzung, bei französischsprachigen Arbeiten zusätzlich auch eine französische Zusammenfassung beizufügen, die jeweils einen Umfang von 20 Zeilen zu je 60

Anschlägen nicht überschreiten sollen. Außerdem enthält jede Originalarbeit einen vorangestellten englischsprachigen Abstract von maximal 200 Worten. Bei französisch- und deutschsprachigen Arbeiten ist dem Abstract eine englische Titelübersetzung beizufügen. Für die Abfassung des Abstracts ist das auf S. 7 abgedruckte Merkblatt zu beachten.

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen erhalten weder Zusammenfassungen noch Abstracts.

Am Kopf der Manuskripte sollen ggf. außer den Namen der Verfasser die offizielle und ungekürzte Bezeichnung der Institute bzw. der Forschungsstätten, in denen die Arbeit entstanden ist, angegeben werden.

Am Schluß der Arbeit sind die genauen Anschriften des oder der Verfasser zu vermerken.

Autorennamen im Zusammenhang mit Literaturzitaten sind im Text mit Bleistift zu unterstreichen. Sie werden bei der Veröffentlichung in sogenannten "Kapitälchen" gesetzt.
Wissenschaftliche botanische und zoologische Gattungs-, Art- und Unterartnamen sind durch eine Schlangenlinie zu kennzeichnen, sie werden kursiv gesetzt. Der Name von Erstbeschreibern bei wissenschaftlichen Namen wird nicht unterstrichen, da er gewöhnlich (keine Kapitälchen) gesetzt wird.
Jede Originalarbeit soll in der Regel in Einleitung, Material und Methodik, Ergebnisse, Diskussion, Zusammenfassung und Literatur gegliedert sein.

Im Manuskript ist am Rand durch einen entsprechenden Hinweis zu vermerken, an welcher Stelle die einzelnen Abbildungen und Tabellen eingefügt werden sollen.

2. Umfang der Manuskripte

a) Originalarbeiten sollen einschließlich Abbildungen, Tabellen und Literaturverzeichnis einen Umfang von 30 Manuskriptseiten nicht überschreiten.

b) Wissenschaftliche Kurzmitteilungen sollen einschließlich Abbildungen, Tabellen und Literaturverzeichnis einen Umfang von 3 Manuskriptseiten nicht überschreiten. Sie können zeitlich bevorzugt veröffentlicht werden.

3. Abbildungen

Anzahl und Größe der Abbildungen sind unbedingt auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken. Als Vorlagen für Abbildungen, die zusammen mit dem Manuskript einzureichen sind, können nur scharfe und kontrastreiche, reproduktionsfähige Originale verwendet werden. Der Reproduktionsmaßstab wird vom Verlag festgelegt; Vorschläge der Verfasser werden weitgehend berücksichtigt. Auf der Rückseite der Abbildungen sind die Namen der Verfasser und die Zeitschrift mit Bleistift zu vermerken.

Zu jeder Abbildung gehört eine Abbildungsunterschrift. Die Texte der Abbildungsunterschriften sind dem Manuskript der Arbeit auf einem gesonderten Blatt untereinander geschrieben beizufügen. Die Abbildungen sind durchgehend zu numerieren. Hinweise im Manuskript auf Abbildungen erfolgen durch Angabe der Abbildungsnummer (nicht der Seite, auf der die Abbildung veröffentlicht wird). Bei Beschriftungen auf den Abbildungen ist der voraussichtliche Verkleinerungsmaßstab zu berücksichtigen, damit die Schrift nach der Verkleinerung noch lesbar bleibt. Alle Abbildungen einer Veröffentlichung sind einheitlich zu beschriften.

Sofern Abbildungen aus anderen Veröffentlichungen übernommen werden, ist die genaue Quellenangabe erforderlich.

Nachträgliche Änderungen an Druckstöcken sind nicht möglich.

Die Abbildungsvorlagen gehen später zusammen mit den Korrekturfahnen (siehe V/1) an den Verfasser zurück.

4. Tabellen

Die Anzahl der Tabellen ist unbedingt auf das notwendige Mindestmaß zu beschränken.

Die Tabellen müssen durchlaufend numeriert werden und mit einer Tabellenüberschrift versehen sein. Bei Aufnahme von Tabellen aus anderen Veröffentlichungen ist die genaue Quelle anzugeben.

In die Tabellen und die Legenden dürfen nur Zeichen aufgenommen werden, die gesetzt werden können.

Die Darstellung des gleichen Sachverhalts durch Tabellen und Abbildungen (Kurvenzeichnungen) ist unzulässig.

5. Literaturverzeichnis

Jeder Originalarbeit - in der Regel auch der wissenschaftlichen Kurzmitteilung - ist ein Literaturverzeichnis beizufügen, das die im Text zitierten Veröffentlichungen enthalten und auf diese beschränkt sein soll. Die Namen der Zeitschriften, in denen die zitierten Arbeiten erscheinen, sollten so angegeben werden, wie sie als Kurztitel auf den Zeitschriftenumschlägen gekennzeichnet werden. Soweit derartige Angaben fehlen, wird gebeten, sich nach den DIN-Normen 1502 mit Beiblatt zu richten, die bei Bedarf vom Verlag angefordert werden können. Das Literaturverzeichnis ist alphabetisch nach den Verfassernamen zu ordnen und enthält den vollständigen Titel der Arbeit. Anonyme Beiträge sind an den Anfang des Literaturverzeichnisses zu stellen.
Jedes Literaturzitat ist nach folgenden Beispielen aufzuführen:

a) Zeitschriftenbeiträge:

SCHILDKNECHT, H.; MASCHEWITZ, V.; WINKLER, H. (1968):Zur Evolution der Carabiden-Wehrdrüsen-Sekrete. Die Naturwissenschaften 3, 112 - 117.

b) Bücher oder andere selbständige Veröffentlichungen:

RIEDL, R. (1975): Die Ordnung des Lebendigen. Systembedingungen der Evolution. Hamburg und Berlin: Paul Parey.

c) Handbuchbeiträge:

STELL, F. F. (1971): Mechanism of synaptic transmission. In: Neurosciences Research. Ed. by S. Ehrenpreis. New York, London: Academic Press. Vol. 4, 1 - 27.

e) Unveröffentlichte Arbeiten sollen nur zitiert werden, wenn sie zur Veröffentlichung angenommen sind, und zwar unter Angabe der Zeitschrift, die die Arbeit angenommen hat:

KUHN, H.-J. (1976): Antorbitaldrüse und Tränennasengang von *Neotragus pygmaeus*. Z. Säugetierkunde (im Druck).

Im fortlaufenden Text erfolgt der Hinweis auf zitierte Literatur nach folgendem Beispiel:

BERCKS und BODE (1969), bzw.: (RICHTER 1971, 1973; STARCK und SCHNEIDER 197

Bis zu zwei Autoren sollten die Namen genannt werden, bei mehr als zwei Autoren ist nur der erste Autor mit dem Zusatz et al. zu zitieren.

6. Maß-, Gewichts- und Temperaturangaben

Alle Maßangaben müssen im SI-System erfolgen (vgl. Merkblatt über "Gesetz über Einheiten im Meßwesen" (Anlage)).

Konzentrationen von Lösungen werden in Molarität (M) oder Normalität (N) angegeben. Alle anderen Konzentrationen werden in % aufgeführt.

7. Nomenklatur

Alle biologischen Namen werden nach dem neuesten Stand der internationalen Nomenklatur erbeten. Chemische Formeln sind einzeilig zu schreiben und nach der Nomenklatur der Chemical Society (J. Chem. Soc. 1067, 1936) aufzuführen; Enzyme sind in Internationalen Einheiten wie bei Enzyme Nomenclature (Elsevier Publishing Co., 1965), Aminosäuren nach der Vorschrift, die im Biochem. J. 52, 1 (1952) angegeben sind, aufzuführen. Bei ausgefallenen käuflich erworbenen Substanzen und Reagentien sollen bei erstmaliger Erwähnung Name und Adresse der Hersteller- oder Lieferfirma angegeben werden.

8. Abkürzungen

Abkürzungen biologischer, chemischer oder sonstiger Begriffe sind nur insoweit zu verwenden, wie die Kenntnis dieser Abkürzungen international mit Sicherheit vorausgesetzt werden kann. In jedem Falle ist bei erstmaliger Abkürzung der vollständige Begriff anzugeben.

## IV. Bedingungen für die Veröffentlichung

Die Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde erfolgt unter folgenden Bedingungen:

1. Die Arbeit darf noch nicht an anderer Stelle veröffentlicht sein. Examensdrucke gelten nicht als Veröffentlichungen in diesem Sinne.

2. Mit der Annahme des Manuskriptes zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde erwirbt die Verlagsbuchhandlung das ausschließliche Verlagsrecht sowie die ausschließlichen Nachdruck-, Übersetzungs- und sonstigen Wiedergaberechte an dieser Arbeit für die gesetzlich bestimmte Dauer des Urheberrechts.

3. Die Verlagsbuchhandlung stellt dem Verfasser unberechnet 50 Sonderdrucke seiner Arbeit zur Verfügung. Mehrbedarf wird berechnet. Bestellungen auf Sonderdrucke müssen spätestens in Verbindung mit der Rücksendung der korrigierten Fahnen der Arbeit durch den Verfasser erfolgen.

4. Beim Verkauf von Sonderdrucken an Erwerbsunternehmen erhält der Verfasser ein Honorar in Höhe von 10 % des Erlöses.

5. Erlöse, die durch die Vergabe von Nachdruck-, Übersetzungs- oder sonstigen Wiedergaberechten erzielt werden, werden zwischen Autor und Verlagsbuchhandlung je zur Hälfte geteilt.

6. Der gesetzliche Anspruch des Verfassers aus § 54 Abs. 2 des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland auf Vervielfältigungsgebühren gegenüber

gewerblichen Unternehmen, welche die erschienene Arbeit zum innerbetrieblichen Gebrauch photomechanisch oder in sonstiger Weise vervielfältigen, geht zur Wahrnehmung auf den Verlag über, der seinerseits verpflichtet ist, die Wahrnehmung dieser Ansprüche - da sie nur kollektiv vertretbar sind - der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH, Frankfurt/M., zu übertragen. Die Einziehung dieser Vergütungsansprüche erfolgt auf der Grundlage von Pauschalverträgen mit den in Betracht kommenden Wirtschaftsverbänden. Die Verteilung des Gebührenaufkommens wird durch die vom Deutschen Patentamt als Aufsichtsbehörde genehmigte Satzung der GmbH und durch den Verteilungsplan geregelt. Danach wird das Gebührenaufkommen nach Abzug der Verwaltungskosten je zur Hälfte an die in Betracht kommenden Autorenvereinigungen und die in Betracht kommenden Verlage ausgezahlt.

## V. Drucklegung

### 1. Fahnenkorrektur

Die zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde angenommenen Arbeiten werden zunächst in sogenannten "Fahnen" abgesetzt. Der Autor erhält zusammen mit seinem Manuskript zwei Fahnenausfertigungen mit der Bitte um Korrektur und Rücksendung einer Fahnenausfertigung zusammen mit dem Manuskript an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Harald Schliemann, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg. Zur Kennzeichnung der notwendigen Korrekturen soll das auf S. 8 aufgeführte "Schema der Korrekturzeichen" verwendet werden. Die Korrekturen dürfen sich nur auf die Ausmerzung von Satzfehlern beschränken. Insbesondere dürfen keine Ergänzungen eingefügt werden, die nicht innerhalb einer Druckzeile unterzubringen sind. Die Zeitschrift wird im Zeilengußverfahren hergestellt. Das hat zur Folge, daß bei jeder Korrektur die gesamte Zeile, in der eine Korrektur notwendig wird, neu gesetzt werden muß. Korrekturen, die den Umfang einer Zeile verändern, würden sich daher auf die nachfolgenden Zeilen auswirken. In solchen Fällen müssen alle neu gesetzten Zeilen besonders sorgfältig überprüft werden.

Manuskriptändernde Korrekturen durch den Autor werden dem Verfasser in Rechnung gestellt.

Seitenverweise innerhalb des Manuskriptes dürfen nicht erfolgen.

Mit den Fahnenausfertigungen übersendet der Verlag auch einen Klischeeandruck sowie die Originalvorlagen der zu der Arbeit gehörenden Abbildungen an den Verfasser. Der Klischeeandruck und die Originalvorlagen müssen an die Schriftleitung zusammen mit den korrigierten Fahnen zurückgeschickt werden.

### 2. Umbruchkorrektur

Die Schriftleitung entscheidet, in welchem Heft der Zeitschrift für Säugetierkunde und an welcher Stelle die einzelne Arbeit veröffentlicht wird. Sobald die Reihenfolge der Veröffentlichungen innerhalb eines Heftes festgelegt ist, wird der "Fahnensatz" "umbrochen" - d. h. auf Seitenhöhe gebracht. Bei dieser Gelegenheit werden auch die in der Fahne angebrachten Korrekturen ausgeführt und die Abbildungen in geeigneter Weise in den Satzspiegel eingebaut. Die Umbruchkorrektur wird von der Schriftleitung gelesen. Die Schriftleitung gibt die Veröffentlichung zum Druck frei.

## VI. Buchbesprechungen

Am Schluß jedes Heftes werden in der Regel Buchbesprechungen aus dem Themenbereich Zoologie, speziell Säugetierkunde, abgedruckt. Die der Zeitschrift zur Rezension zugehenden Veröffentlichungen werden von der Schriftleitung zur Besprechung

an Fachwissenschaftler vergeben. Diese müssen das Manuskript der Buchbesprechung innerhalb von drei Monaten der Schriftleitung einreichen, andernfalls wird das Rezensionsexemplar zurückgefordert. Das Rezensionsexemplar verbleibt im Besitz des Rezensenten. Bei der Rezension eines Buches sind einleitend genaue bibliographische Angaben nach folgendem Schema zu machen: Namen mit den nachgestellten Anfangsbuchstaben der Vornamen des bzw. der Verfasser des Buches, Titel des Buches, Erscheinungsort, Verlag, Nummer der Auflage - falls nicht 1. Auflage -, Seitenzahl, Anzahl der Abbildungen und Tabellen, Einband und Ladenpreis. (Beispiel: Mayr, E.: Grundlagen der zoologischen Systematik. Theoretische und praktische Voraussetzungen für Arbeiten auf systematischem Gebiet. Aus dem Englischen übertragen und bearbeitet von Prof. Dr. O. Kraus. Hamburg und Berlin: Paul Parey 1975. 370 S.,78 Abb., 20 Tab., DM 68,--).

## VII. Beihefte

Für die Veröffentlichung guter, zusammenfassender säugetierkundlicher Arbeiten besteht in beschränktem Ausmaß die Möglichkeit, sie als Beihefte zur Zeitschrift für Säugetierkunde herauszubringen. Sie erscheinen unter dem Titel Mammalia depicta. Diese Beihefte sollen nach Bedarf in zwangloser Folge in deutscher oder englischer Sprache veröffentlicht werden und das Gebiet der Säugetierkunde im weitesten Sinne umfassen. Die Reihe Mammalia depicta wird von Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, Kiel, und Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Hannover, herausgegeben. Die Reihe ist redaktionell nicht Bestandteil der Zeitschrift für Säugetierkunde. Die Entscheidung über die Annahme von Arbeiten für die Veröffentlichung in der Reihe Mammalia depicta treffen die Herausgeber und der Verlag gemeinsam.

Neben umfangreicheren wissenschaftlichen Arbeiten, die nicht zu speziellen Charakter haben und für einen breiteren Leserkreis von Interesse sind, können in besonderen Fällen auch umfangreichere Sammelreferate über aktuelle einschlägige Themen als Beihefte veröffentlicht werden. Als Umfang der Hefte sind etwa 5 bis 8 Druckbogen je 16 Seiten (entsprechend etwa 100 bis 160 Schreibmaschinenseiten) vorgesehen. Die Herausgabe von Beiheften kann davon abhängig sein, daß seitens der Verfasser oder von dritter Seite Druckbeihilfen zur Verfügung gestellt werden.

***

Herausgeber, Schriftleitung und Verlag sind ständig bemüht, alle zur Veröffentlichung in der Zeitschrift für Säugetierkunde angenommenen Arbeiten so schnell wie irgend möglich und drucktechnisch einwandfrei zur Veröffentlichung zu bringen. Sie bitten deshalb alle Autoren, die in diesen Redaktionellen Richtlinien niedergelegten Grundsätze sorgfältig zu beachten, damit die Herausgabe der Zeitschrift mit jährlich 6 Heften arbeitsmäßig und drucktechnisch gewährleistet werden kann.

Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde  Verlagsbuchhandlung Paul Parey

# RICHTLINIEN FÜR DIE ABFASSUNG EINES ABSTRACTS

Es ist wichtig, daß der Autor mit seinem Manuskript einen aussagefähigen Abstract in englischer Sprache einreicht, der unter dem Gesichtspunkt der Literaturdokumentation abgefaßt sein soll. Damit soll die vollständige Erfassung der durch den Abstract vermittelten Information sichergestellt werden. Die nachstehenden Hinweise sind als stilistische Formulierungshilfe gedacht.

## I. Originalarbeiten

A. Einleitung: Der erste Satz des Abstracts soll mit einem Verb im Imperfekt beginnen und eine Aussage über Hypothese oder Zweck der Untersuchung sowie ihre Reichweite machen.

Beispiel: "Studied the antorbital gland and the nasolachrymal duct of Neotragus pygmaeus"
"Tested deer antlers to determine their properties of stability."
"Described the chromosomes of the European hamster (Critecus Critecus, 2 n = 22)."
"Investigated olfactory thresholds in the hedgehog to elucidate the primary process in olfaction."

Anmerkung: "Investigated" ist bei größeren Forschungsleistungen zu verwenden, "studied" bei beschränkteren.

Außer dem ersten Satz des Abstract soll kein weiterer Satz mit einem Verb beginnen.

B. Material und Methodik: Das untersuchte Tiermaterial ist zu spezifizieren (Anzahl, Typ, Alter, Geschlecht usw.). Anlage der Untersuchung, Gerätschaft, Methode der Datengewinnung sind so ausführlich wie notwendig und in ihrer Bedeutung für das Experiment darzustellen.

C. Ergebnisse: Daten und Ergebnisse sind ggf. unter Angabe ihrer statistischen Absicherung zusammenzufassen.

D. Diskussion: Es ist über Schlußfolgerungen aus den Ergebnissen bzw. über Vergleiche zwischen Ergebnissen zu berichten.

Anmerkung: Bei durchgeführten Tests oder angewandten Verfahren ist im Imperfekt zu berichten:
"35 animals were administered a test ..."

Für Ergebnisse und Schlußfolgerungen ist das Präsens zu wählen:
"Results indicate that 30 % of the animals were ..."

Abstracts von Originalarbeiten sollen zwischen 100 und maximal 200 Worte enthalten

## II. Übersichtsartikel, Diskussionsartikel, Theorienartikel

A. Aufgabenstellung: Der erste Satz des Abstract soll mit einem Verb im Präsens beginnen und den Charakter der Arbeit (z.B. review, discussion, theory) umreißen sowie den Gegenstand erläutern.

Beispiel: "Discusses the methodology of animal experiments..."
"Reviews research on ..."

B. Quellen: Informationsquellen sind zu spezifizieren (z.B. Eigene Forschungsergebnisse, Literaturveröffentlichungen, persönliche Mitteilungen).

C. Diskussion: Bericht über Schlußfolgerungen aus den untersuchten Quellen bzw. vorgeschlagene Anwendungen.

Abstracts von Übersichtsartikeln sollen zwischen 75 und maximal 100 Worte enthalten

| BENENNUNG DER FEHLER | TEXT | KORREKTUR-ZEICHEN |
|---|---|---|
| *überflüssiges Wort* | Um zu vermeiden, daß ~~nicht~~ Mißver- | ⊢—⊣ ꝺ |
| *überflüssiger Buchstabe* | ständnisse zwischen den Autoren und der | / ꝺ |
| *Komma fehlt* | Druckerei auftreten bitten wir, von den | L n, |
| *Buchstaben aus anderer Schrift* | üblichen Korrekturzeichen Gebrauch zu | ⊓ br |
| *Andere Schrift* | machen. Verbesserungen der Autoren in- | —— kursiv |
| | nerhalb der Fahnen bzw. des Umbruchs | |
| *Ausschluß fehlt* | könnendann bei der Druckerei ohne er- | ⌇ |
| *fehlender Buchstabe* | neute Nachfage einwandfrei durchgeführt | ⌐ fr |
| | werden. | |
| *kein Absatz* | Für den Fall, daß einige Autoren unseres | |
| *kein Einzug* | Verlages mit diesen üblichen Korrektur- | ← |
| *auf den Kopf gestellter Buchstabe* | zeichen nicht vertraut sind, möchten wir | ⌐ t |
| *Ausgelassenes Wort* | sie durch die Beigabe Korrektur-Schemas | ⊑ dieses |
| *falsche Wortfolge* *Absatz* | bekanntmachen ihnen mit. In diesem Zu- | 1 2 3 |
| *Beschädigter Buchstabe* | sammenhang gestatten wir uns, auf unsere | n |
| | redaktionellen Richtlinien für die Ab- | |
| *verkehrt stehender Buchstabe* | fassung von Manuskripten hinzuweisen, | ⌐ k |
| *umstellen* | besonders den auf Abschnitt 3: Auszeich- | |
| | nungshinweise im Manuskript. Diese Hin- | |
| *zusammenrücken* | weise sollten unbedingt beachtet werden. | |
| *sperren* | Die Nichtbeachtung führt zu erheblichen | —— sperren |
| *hochgekommener Ausschluß* | Mehrkosten, da jede Verbesserung in der | # |
| *nicht sperren* | Korrektur den Neusatz der ganzen Zeile | —— nicht sperren |
| | notwendig macht. | |
| *Einzug fehlt* | Bitte beachten Sie auch, daß Seiten- und | |
| *Zusammensetzen* | Abbildungs hinweise, die in den Fahnen | |
| *auflösen* | vorerst blockiert werden (vergleiche S. ■), | L 37 |
| *Blockade* | bei vorliegendem Umbruch, wie aus ■■■ | ⊢—⊣ dem |
| *Zeilendurchschuß zu groß* | Klammerbeispiel zu ersehen ist, aufgelöst | ——→ |
| *Zeilendurchschuß zu gering* | werden müssen. | >—— |

# Die Placenta von *Microcebus murinus* Miller[1]

Von Rosemarie Reng

*Aus dem Naturhistorischen Museum Bern*
*Direktor: Prof. Dr. W. Huber*

*Eingang des Ms. 27. 8. 1976*

## Einleitung

In der vergleichenden Anatomie wird der Mausmaki der Gruppe der Lemuridae (Lemuroidea, Primates) zugeteilt. Die ältesten Untersuchungen über die placentare Situation der Halbaffen basieren auf Forschungsergebnissen von Milne-Edwards (1871, 1875) und Turner (1876); sie haben deren Placentationsform als typisch epithelio-chorial beschrieben und die Lemuren somit den Adeciduata zugeordnet.

Jenkinson (1915) stellte sich die Frage, ob die Lemuren nicht überhaupt vom Stamm der Primaten abgetrennt und ganz der Gruppe der Adeciduata zugerechnet werden sollten. In zahlreichen Untersuchungen bestätigten und bekräftigten Hill und sein Arbeitskreis (Hill und Burne 1922; Hill et al. 1928; Hill 1932) in einer bedeutenden Zusammenfassung den epithelio-chorialen Charakter der Lemurenplacenta. Sowohl Grosser (1927) als auch Starck (1956) haben sich dieser Lehrmeinung angeschlossen, obwohl bisher für die Reifplacenta und ihre Entwicklung von *Microcebus* selbst keine mikroskopischen Schnittserien zur Verfügung standen. Nach meinen Beobachtungen trifft nun diese Generalisation für *Microcebus* nicht zu. Diese Ansicht stützt sich auf im Jahre 1970 von Dr. R. D. Martin (Department of Anthropology, University College London) erhaltene Mausmaki-Uteri, die von ihm in Madagascar gesammelt worden waren.

## Material und Methode

Die Fixation der 17 zweihörnigen Fruchtkörper erfolgte in Neutralformol. Nach Einbettung der Uteri in Paraffin wurden Schnittserien mit einer Schnittdicke von 8 mμ erstellt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Mit Hilfe des Lichtmikroskopes wurde mangels einer Normentafel anschließend versucht, das jeweilige Entwicklungsstadium der Embryonen zu bestimmen und damit den Entwicklungsgrad der Placenta zu koordinieren. Die effektive Tragzeit der in der freien Wildbahn gefangenen Tiere ist unbekannt, so daß nur die jeweilige Phasenzugehörigkeit von Frucht und Placenta festgehalten werden konnte.

## Ergebnisse

Das jüngste Keimstadium (*Microcebus* T 8 re) der Martinschen Objekte begegnet uns bereits als Blastocyste in utero, dessen beide Hörner makroskopisch gleichmäßig verdickt erscheinen. An der noch von der Membrana pellucida umgebenen Blastocyste ist der Embryonalknoten deutlich gegenüber der einschichtigen Trophoblasthülle abzugrenzen. Die Keimblase hat sich mit ihrem Embryonalpol gegen eine schüsselförmige

[1] Arbeit unter Leitung von Prof. Dr. med. F. Strauss.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 201—214

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Schleimhautbucht ausgerichtet, an der jedoch keinerlei Zeichen einer Adhäsion oder gar materne Veränderungen im Sinn der Praeimplantation erkennbar sind (Abb. 1); sie darf somit als temporäre Erscheinung angesehen werden. Das Endometrium wird

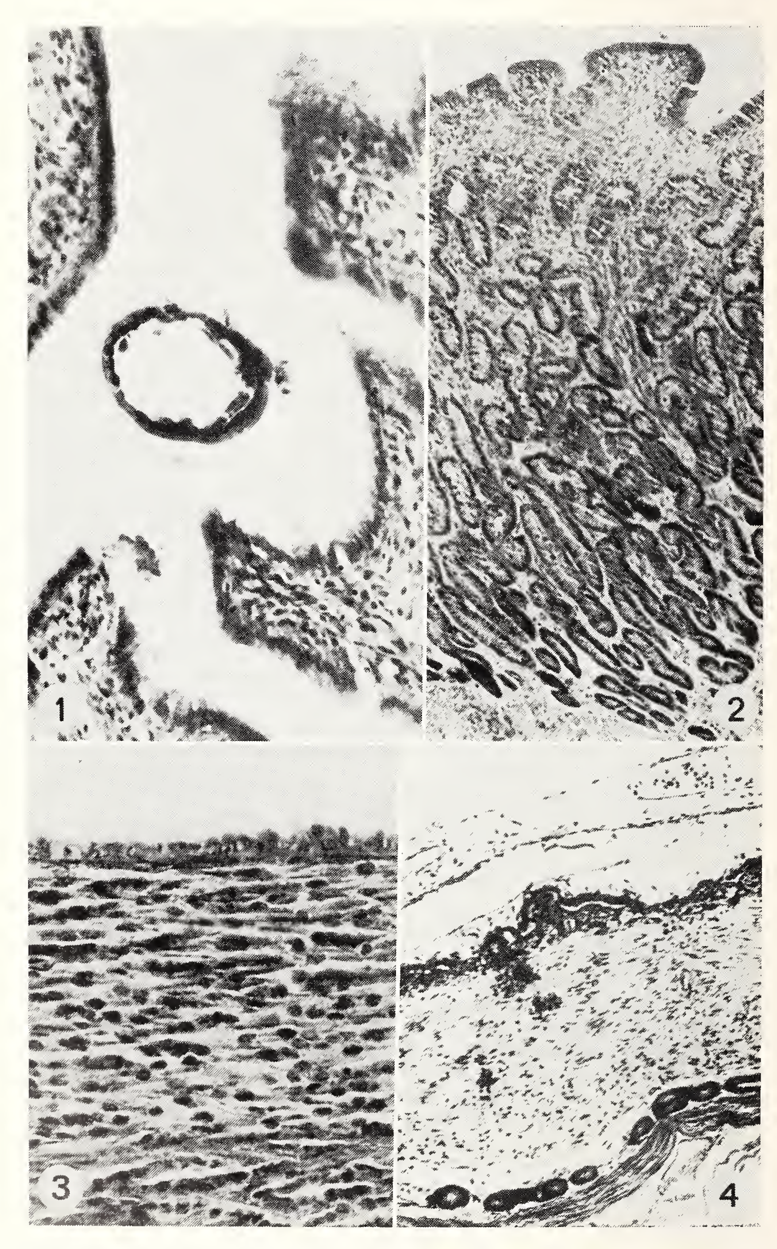



*Abb. 1.* Freie Blastocyste in utero (Ser. $T_8$re, Schnitt 13/3/1; Vergr.: 250fach). — *Abb. 2.* Zonale Endometriumgliederung des frühgraviden Uterus ($T_8$li, 7/3/4; 100fach). — *Abb. 3.* Stark gedehntes Endometrium des Nidationsareales mit dadurch im Vergleich zu Abb. 1, 2 abgeflachter innerer Oberfläche ($S_7$re, 13/6/3; 250fach). — *Abb. 4.* Übersicht: gedehntes und aufgelockertes Endometrium mit ihm aufliegendem Chorion ($T_5$, 39/4/3; 100fach)

in dieser Phase generell von einem dichten, einschichtig-hochprismatischen Epithel abgedeckt, dessen Zellen mit basal liegenden Kernen sich einzeln vorwölben. Das uterine Oberflächenepithel ruht auf einer ziemlich kompakten Bindegewebsschicht, die bis nahe unter die Schleimhautoberfläche von zahlreichen, dicht gedrängt stehenden und gewundenen Uterindrüsen durchzogen wird.

Im linken Uterushorn von T 8, das äußerlich gleich wie das rechte aussah, waren weder Blastocysten noch jüngere Entwicklungsstadien zu finden. Das Schleimhautbild beider Hörner ist jedoch völlig identisch; aufgrund der endometralen Befunde ist die Mucosa uteri als in der Sekretions-(Lutein-, praegraviden) Phase befindlich zu betrachten. Die Analyse des Endometriums dieses Stadiums läßt in Erweiterung der sonst bei den Eutheria üblichen Gliederung infolge der hier jetzt charakteristischen, mächtigen Drüsenschicht folgende zonale Gliederung vornehmen: die sehr schmale subepitheliale Zona compacta geht in die vergleichsweise nicht besonders breite, gut gefüllte Kapillaren enthaltende Zona spongiosa über, auf welche eine hohe, von lockerem Bindegewebe durchsetzte Zona glandularum folgt, die etwa $^2/_3$ der ganzen Schleimhauthöhe einnimmt. Eine wiederum schmale Zona basalis schließt gegen das Myometrium hin ab (Abb. 2). Das Endometrium ist noch nicht zur geweblichen Kontaktnahme mit der Keimblase bereit, welche das ihrerseits durch die Umhüllung mit der Membrana pellucida auch verhindert. Aufgrund dieser Feststellungen befindet sich die Blastocyste im Vorkontaktstadium, wie dies Leiser (1975) für die Nidation des Rinderkeimes zeigen konnte.

In der nun folgenden Phase hat sich der orthomesometral implantierte Keim (S 7 re. und lks.) schon zu einem Embryo mit 14 Somitenpaaren entwickelt.

Das Uteruslumen ist im Vergleich zum vorangehenden Stadium stark erweitert, wodurch die Höhe des Endometriums beträchtlich abgenommen und die ehemals breite Zona glandularum sich auf 2 bis 3 Lagen von Drüsenquerschnitten reduziert hat. Infolge der uterinen Dehnung wurde das materne Oberflächenepithel lumenseitig glattrandig und seine Zellen kubisch bis niedrig-prismatisch. Das Chorion, das vorwiegend nur aus einem einschichtig-prismatischen bis kubischen Trophoblast mit zarter Bindegewebsunterlage besteht, hat sich stellenweise der Uterusmucosa angelegt (Abb. 3). An der uterinen Implantationsstelle sind die subepithelialen Bindegewebszellen leicht vergrößert, während das sie bedeckende Epithel hochprismatisch ist; die Epithelzellen der Gegenseite sind kubisch und das unterliegende Bindegewebe erscheint morphologisch nicht verändert. An den chorio-uterinen Kontaktorten läßt das mütterliche Epithel gewisse Auflösungserscheinungen erkennen: einzelne Zellen sind von dem hier mehrschichtigen und von einzelnen Riesenzellen durchsetzten Trophoblast aufgenommen. In den übrigen Abschnitten ist der Kontakt zwischen Nährblatt und mütterlichem Oberflächenepithel noch sehr locker. Die Innenauskleidung des Chorions erfolgt durch den fetale Blutgefäße führenden Dottersack. Infolge der Aufnahme der ersten, engeren feto-maternen Gewebsbeziehung darf diese Phase als Appositionsstadium angesehen werden, in welchem bei dem vorhandenen epitheliochorialen Kontakt schon eine der Abfuhr der Histotrophe dienende omphalo-choriale Verbindung besteht. Gegen Ende dieser Phase vergrößern sich die Zellen der subepithelialen Bindegewebszone (Zona compacta endometrii), wodurch die anfangs mächtige Drüsenschicht vermehrt komprimiert wird.

Mit dieser, die Anlagerung abschließenden Entwicklungsphase wird die erste Stufe (T 5) des Placentationsstadiums erreicht. Der jüngste, hierher gehörige Embryo weist nur 12 Somitenpaare auf, ist aber aufgrund der Morphogenese seiner Organanlagen dennoch weiter entwickelt als der Keim S 7 re. Seine Urniere ist ausgebildet und in ihrer Nachbarschaft die Anlage der Genitalleiste erkennbar. Mit Ausnahme des noch kleinen und sehr weiträumigen Leberblastems sind am Darmrohr keine Differenzierungen festzustellen. Ähnlich verhält sich der Herzschlauch, an dem erst

der cranial gerichtete Aufstieg des venösen Schenkels einsetzt. Auch die 4 Extremitätenknospen sind noch völlig undifferenziert.

Infolge des gegenüber dem vorangehenden Entwicklungsstadium vermehrten Fruchtwachstums und der Ausdehnung der Amnionhöhle kommt es zu weiterer Dehnung des Uterushornes, wodurch das Myometrium in seiner Höhe stark reduziert wird, während sich die spongiöse Schicht des Endometriums vermehrt auflockert, dadurch höher wird und deutliche, bis nahe unter das Oberflächenepithel reichende, mütterliche Gefäßstraßen erkennen läßt. Durch die Längs- und Querdehnung des Fruchtträgers hat auch die in der Vorphase bereits in ihrer Höhe reduzierte Drüsenschicht eine weitere Verschmälerung auf etwa 2 Lagen erfahren (Abb. 4). Das in dieser Phase praktisch flache, uterine Oberflächenepithel ist überall in innigem Kontakt mit dem hochprismatischen Cytotrophoblast, der einem gut ausgebildeten und von zahlreichen omphaloiden Blutgefäßen versorgten Chorionbindegewebe aufliegt. An

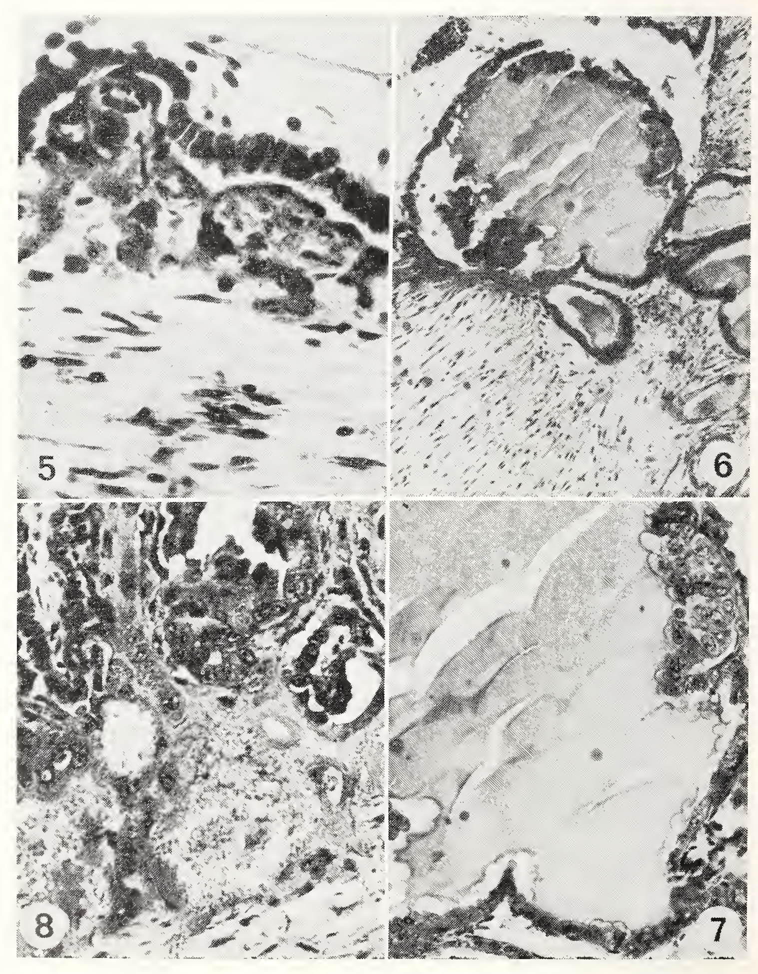



*Abb. 5.* Einsetzende endometrale Reaktion auf anliegenden Cytotrophoblast ($T_5$, 39/4/3; 400fach). — *Abb. 6.* Chorionblase mit einmündenden Uterindrüsen ($T_6$C li a, 46/1/3; 100fach). — *Abb. 7.* Deutliche resorptive Aktivität des Chorionepithels — Detail aus Abb. 6 (250fach). — *Abb. 8.* Beginnende Ausbildung einer Durchdringungszone mit Blutextravasaten ($T_4$re, 77/3/1; 250fach)

mehreren Stellen innigen Kontaktes von Chorion und Endometrium dringt der Trophoblast vorerst oberflächlich und unter Verlust ihres Epithels in die mütterliche Schleimhaut ein. Dabei ist häufig nicht zu unterscheiden, welche Zelle dem Chorionepithel und welche dem maternen Epithel angehört (Abb. 5); von diesem sind auch einzelne Elemente vom Trophoblast aufgenommen.

In der maternen, subepithelialen Bindegewebszone finden sich bizarr geformte und dicht gelagerte Riesenzellen mit entsprechend großen und dichten Kernen. Infolge der am gesamten Untersuchungsgut vorgenommenen Übersichtsfärbung läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese Zellen als Syntrophoblast (Arey 1959) dem Chorion angehören oder als deciduale Reaktion gewertet werden dürfen. In der Nachbarschaft dieser Zellen kommt es auch zum vermehrten Austritt lymphozytärer Rundzellen aus den mütterlichen Gefäßen. Aufgrund der topographischen Beziehung könnte es sich um eine mögliche materne Abwehrreaktion gegenüber dem vordringenden Trophoblast handeln. Einzelne kleine bis mittelgroße, mit Sekret gefüllte Chorionblasen, wie sie schon Turner beschrieben hat und wie sie für die Lemuren charakteristisch sind (Starck 1956), stehen mit Drüsenausführgängen in Verbindung. Der Zellraum des die Blasen auskleidenden, hochprismatischen Cytotrophoblasten ist von Granula erfüllt, so daß seine Kerne basal liegen (Abb. 6, 7).

Die beiden hier anschließenden Entwicklungsstadien T 6 B re. und lks. liegen entsprechend der Differenzierung ihrer Embryonen sehr nahe beieinander; beide weisen je 18 Somitenpaare auf. Das Darmrohr beginnt in beiden Früchten sich zu gliedern, so daß der Magen bereits erkennbar ist. Das Gehirn hat sich im Vergleich zu T 5 weiter entwickelt, außerdem haben sich die Riechschläuche gebildet und am Auge ist das Linsenbläschen entstanden. Als Exkretionsorgan dient noch die Urniere, am Herz zeichnet sich der Beginn der Kammerung ab und an den Extremitätenknospen hat soeben die Differenzierung eingesetzt. Als gegenüber dem Vorstadium weiter fortgeschritten ist *Microcebus* T 6 C lks. mit 20 Somitenpaaren zu betrachten. Bei ihm hat die Entwicklung der bleibenden Niere begonnen. Wolff'scher Gang und Genitalleiste sind unverändert und gut erkennbar. Der Darm, an dem die Drehung einsetzt, hat sich gegenüber T 6 B weiter gegliedert, während die größer gewordene Leber noch deutlich weitkammerig ist. Das Herz besitzt noch einen einheitlichen Vorhof, an dem jedoch ebenso wie an der gemeinsamen Kammer die fortschreitende Aufteilung nicht zu übersehen ist. Ebenso haben sich auch die Riechschläuche weiterdifferenziert, während am Auge aus dem Bläschen schon die Linse entstanden ist. An den Extremitätenknospen hat die Sonderung des Mesenchyms eingesetzt, ohne daß es bisher schon zur Bildung von Vorknorpel gekommen wäre.

Bei den Embryonen T 1 A, B und C mit ebenfalls 20 Somitenpaaren hat im Skelet die Chondrifikation begonnen, die Vormuskelmassen in den Extremitäten sind angedeutet, wobei die vordere Gliedmasse in gewohnter Weise der hinteren vorauseilt. Am Auge, in dem der Ciliarkörper noch fehlt, beginnt sich Pigment abzulagern. In den Lungen, deren Stroma noch relativ dicht ist, haben sich die Bronchien differenziert. Am Herz ist die Trennung des Atrium commune weit fortgeschritten, während der gemeinsame Ventriculus noch nicht deutlich getrennt ist. An der Zunge ist die typische Muskelanordnung schon gut zu erkennen und im Nabelstrang findet sich der physiologische Nabelbruch. Die reichlich Mitosen enthaltende Plica genitalis mit im Gegensatz zum Gartner'schen Gang sehr deutlichem Wolff'schen Gang ist gegen ihre Umgebung gut abgesetzt. Die bleibende Niere ist angelegt, aber noch nicht voll ausgebildet. Grundsätzliche Änderungen im placentaren Geschehen sind nicht erkennbar. Infolge des Vorrückens des Trophoblasten haben sich die Riesenzellen stark vermehrt (Abb. 8).

Ein sehr ähnliches Bild des embryonalen Entwicklungsstandes bietet *Microcebus* T 3 lks., wobei jedoch Differenzierung, Gliederung und Muskelbildung der Extremi-

täten gegenüber T 1 eindeutig fortgeschritten sind. Die Kammerung des Herzens ist nahezu abgeschlossen und das Lungenstroma aufgelockert.

Nicht wesentlich älter als ihre Vorstadien sind die Embryonen T 4 re. und lks. mit jeweils 20–21 Somitenpaaren. In der Augenentwicklung hat eine weitere Differenzierung stattgefunden: es hat sich eine einstweilen dünne Cornea gebildet, die

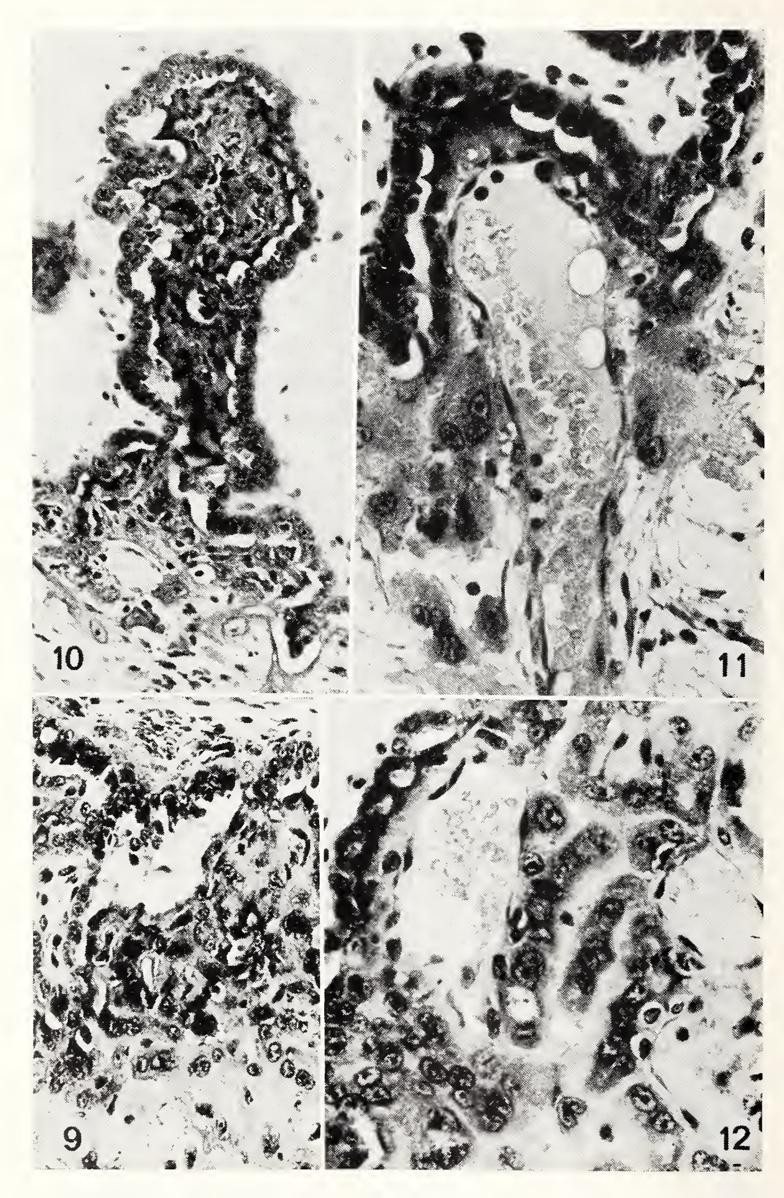



*Abb. 9.* Trophoblastische Aufspaltung des Endometriums — beginnende Decidualisierung (T3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 10.* Zottenförmiger, von Chorion umfaßter Deciduarest (T3li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 11.* Trophoblast in unmittelbarer Nachbarschaft zu erweiterter, endometraler Kapillare (T3li, 52/3/2; 400fach). — *Abb. 12.* Durchdringungszone mit erweiterten, maternen Gefäßen und Riesenzellen (T3li, 43/3/1; 400fach)

Lidspalte ist geöffnet und der Ciliarkörper angelegt. Am Herz beider Embryonen ist jetzt die Kammerung praktisch beendet, obgleich die Ventrikel noch maschig sind. Das Lungenstroma ist locker. Die Nachnieren sind bei offenbar noch funktionstüchtiger Urniere groß und die Gonaden gerade in die Phase der Differenzierung einge-

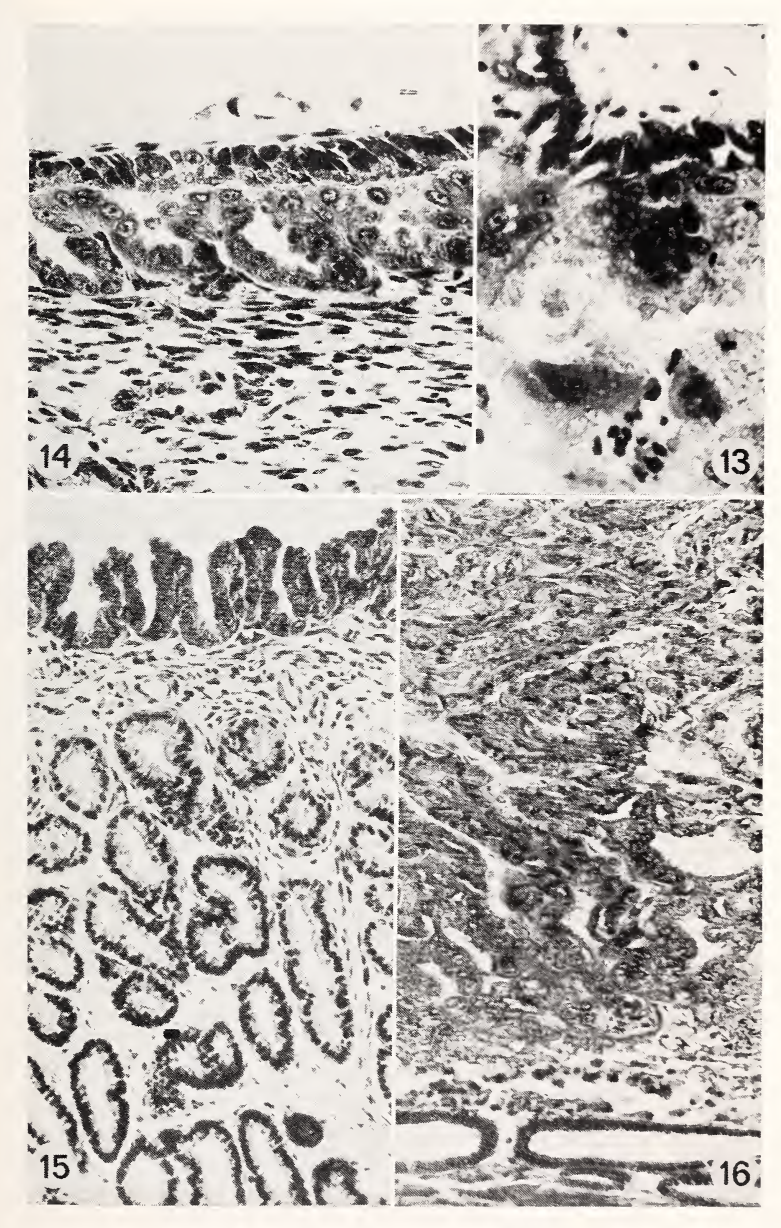



*Abb. 13.* Durchdringungszone mit Riesenzellen und Blutextravasaten ($T_3$li, 52/2/3; 400fach). — *Abb. 14.* Ausschnitt aus der epithelio-chorialen Ringplacenta ($T_3$li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 15.* Extraplacentares Endometrium mit charakteristischer Epithelproliferation ($T_3$li, 52/3/2; 250fach). — *Abb. 16.* Chorion in der Durchdringungszone nahe an die basale Drüsenschicht gelangt ($T_6$C li b, 182/1/1; 250fach)

treten. Die Zungenmuskulatur ist völlig gesondert und die einzelnen Skeletmuskeln sind leicht zu unterscheiden. Der physiologische Nabelbruch hat sich noch nicht zurückgezogen. Die Harnblase steht mit der Allantois in weit offener Verbindung und das Colon rectum mündet in die Kloake.

In dieser mittleren Entwicklungsperiode der Mausmaki-Embryonen treten in der feto-maternen Relation entscheidende Differenzierungen ein. Die uterine Innenfläche, die in den Vorstadien noch eher glatt war, weist nun an der feto-maternen Grenze in Form von Höckerbildungen eine erhebliche Oberflächenvergrößerung auf (Abb. 9). Die unmittelbar subepithelialen und dicht liegenden, maternen Bindegewebszellen der Zona compacta, die auf einem mehrschichtigen und lockeren Bindegewebspolster, der Zona spongiosa, ruhen, haben sich stark vergrößert. So wurde jene Schicht höher und stark wellig, ihre Bauelemente haben epitheloiden Charakter angenommen. So ist kaum daran zu zweifeln, daß das Endometrium eine intensive Decidualisierung erfährt. Von allen Seiten dringt das Chorionepithel in die mütterliche Schleimhaut ein, der jetzt vielerorts das Oberflächenepithel fehlt, und die durch das Vordringen des dunkelzelligen Syntrophoblasten bis gegen die Basis der decidualisiereten Zone stark zerklüftet wird (Abb. 10, 11). An der Decidua-Basis liegen vereinzelt mehrkernige, helle Riesenzellen, die, da ohne Verbindung zum Trophoblast, mütterlicher Herkunft sein dürften (Abb. 8). Infolge dieser unterschiedlichen Infiltration der Decidua durch den Trophoblast dürfte es angezeigt sein, hier anstelle von Decidua mit Grosser besser von Durchdringungszone (= Umlagerungszone = junction zone) zu sprechen. In ihr finden sich sowohl stark erweiterte, mütterliche Kapillaren mit noch intaktem Endothel als auch materne Blutextravasate, die in lakunären Aufweitungen liegen. Ausbildung und Ausdehnung der schon im Vorstadium festgestellten Chorionblasen haben deutlich zugenommen. Ihr, aus ein- und mehrkernigen, mütterlichen Zellen bestehender Boden ist stark gefaltet und z. T. zottig. Der das Blasendach bildende einschichtige Cytotrophoblast hat aus dem Blaseninhalt mütterliche Erythrocyten und Flüssigkeit (wahrscheinlich Drüsensekret) aufgenommen (Abb. 6, 7).

Der Embryo des hier anschließenden Placentationsstadiums T 3 lks. weist bereits eine gute Muskeldifferenzierung seiner vorderen Extremitäten auf. Mit Ausnahme des jetzt erstmalig erkennbaren Pancreasblastems zeigen die Leibesorgane keinen wesentlichen Entwicklungsfortschritt gegenüber den Früchten von T 4. Dagegen hat die Ausbildung der Orbitalorgane einen höheren Stand erreicht: die Hornhaut ist kräftiger geworden und das Corpus ciliare angelegt. Die Augenlider sind nicht verklebt und die Augenmuskeln, ebenso wie die gesamte Kopfmuskulatur, sehr deutlich zu unterscheiden.

Mit fortschreitender Embryogenese kommt es im peripheren Ausbreitungsgebiet der mütterlichen Placentargefäße zu deren progredienten decidualen Umhüllung, wodurch sich dann vordringender Trophoblast lichtmikroskopisch nicht mehr sicher von den kleineren Deciduazellen unterscheiden läßt. In dieser Phase dehnen sich auch die peripheren, mütterlichen Blutgefäße zunehmend zu größeren Bluträumen aus, die zum Teil ihrer Endothelauskleidung verlustig gehen (Abb. 13, 14). Daraus entstehen von Deciduazellen sowohl umschlossene als auch durchsetzte Lakunen (Abb. 15). In sie tauchen einzelne trophoblastische Resorptionsfortsätze ein, denen choriale, kernlose Erythrocyten führende Blutgefäße folgen. Die Durchdringungszone mit deutlichen und großen, vielkernigen Riesenzellen ist klar gegen Chorion und Drüsenschicht abgesetzt; in jener ist extravasales mütterliches Blut an mehreren Stellen von Syntrophoblast umgeben. Die Embryotrophe erreicht nun den Fetus über die allantoiden Gefäße, obgleich der in seinem Volumen reduzierte und nicht mehr mit dem Chorion verbundene Dottersack noch immer eine gute Blutversorgung besitzt.

Außerhalb der eigentlichen, durch die Durchdringungszone charakterisierten Placenta liegt der Cytotrophoblast dem wellenförmigen Uterusepithel, unter dem keine

deciduale Reaktion erkennbar ist, auf, so daß die den eigentlichen Placentakern umgebende Ringzone allein die Eigenschaften einer epithelio-chorialen Placenta besitzt (Abb. 16). An diesen rein epithelio-chorialen Ring schließt peripher das nicht mehr in den feto-maternen Metabolismus einbezogene Endometrium an, dessen Oberflächenepithel ohne Kontakt zum Chorion schon durch seine Wellenform (Abb. 17), im Gegensatz zum Praegravidum (s. S. 203), auf eine im Uterushorn befindliche Gravidität hinweist.

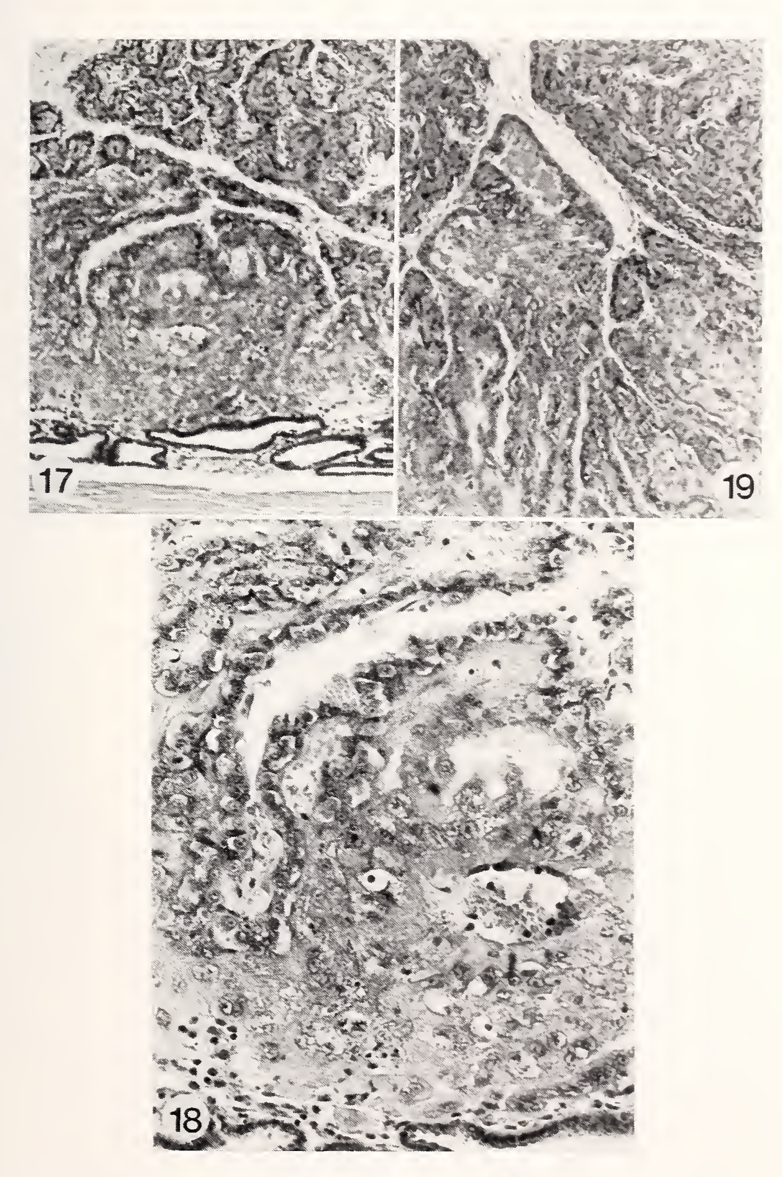



*Abb. 17.* Chorion hat die Drüsenschicht erreicht (S26li, 247 2 2; 100fach). — *Abb. 18.* Detail aus Abb. 17: Auflösung der Decidua basalis, mütterliche Kapillaren und Riesenzellen (250fach). — *Abb. 19.* Syndesmo-choriale, labyrinthine Reifplacenta mit Zerfallserscheinungen der Decidua (S26li, 247 2 2; 100fach)

In den beiden, bisher letzten zur Verfügung stehenden Entwicklungsstadien (S 26 li und T 6 C li) haben die Embryonen einen sehr hohen Reifegrad erreicht, was sich auch in der placentaren Situation widerspiegelt. Bei den beiden in diese Phase gehörenden Feten hat am Skelet die Hartsubstanzbildung eingesetzt und die Ausbildung der zugehörigen Muskeln erscheint abgeschlossen. Bei S 26 ist im Gegensatz zu T 6 noch kein Hautpigment abgelagert, während in beiden Fällen die Lidspalten noch verklebt und die fetalen Erythrocyten kernhaltig sind.

Bis in diese abschließenden Placentarphasen hält die invasive Tendenz des Trophoblasten zur Aufsplitterung der Durchdringungszone an, so daß diese trotz ihrer vermehrt basalwärts gerichteten Ausdehnung an Höhe abnimmt. Dadurch erreicht das Chorion mit seinen sich verzweigenden Tertiärzotten praktisch die Basis der Zona spongiosa endometrii (Abb. 18), in der nur noch wenig lockeres Bindegewebe, dagegen auffallend viele extravasale Gruppen von Erythrocyten-Schatten und in Anhäufungen liegende, mehrkernige Riesenzellen anzutreffen sind. Diese grenzen unmittelbar an die Zona glandularum. Mit dieser Chorioninvasion wurden auch die letzten Bindegewebszellen der einstigen Schwammschicht zu Deciduazellen (Abb. 19), wodurch die Placenta einen englappigen, canaliculären Bau erhielt. Das reichverästelte Chorionastwerk faßt schmale Deciduastraßen zwischen sich, in denen die einst großen und mit ihrer Lichtung leicht erkennbaren, mütterlichen Blutgefäße deutlich verkleinerten Gefäßen gewichen sind. Infolge der intradecidualen Ausdehnung und Verästelung des Choriongeflechtes wurde auch das Chorionbindegewebe auf der kindlichen Placentaroberfläche verstärkt. Die reich geästeten Zottenstämme treiben viele Chorionzotten, die längst nicht alle der Sekundär- und Tertiärgeneration angehören, in die nun schmale Durchdringungszone vor, wo sie um ihre kolbig aufgetriebenen, syncytialen Enden Auflösung des decidualen Gewebes hervorrufen. So kommt es im Zentrum des ausgesprochenen Zottenlabyrinthes, das jeglicher Abdeckung durch

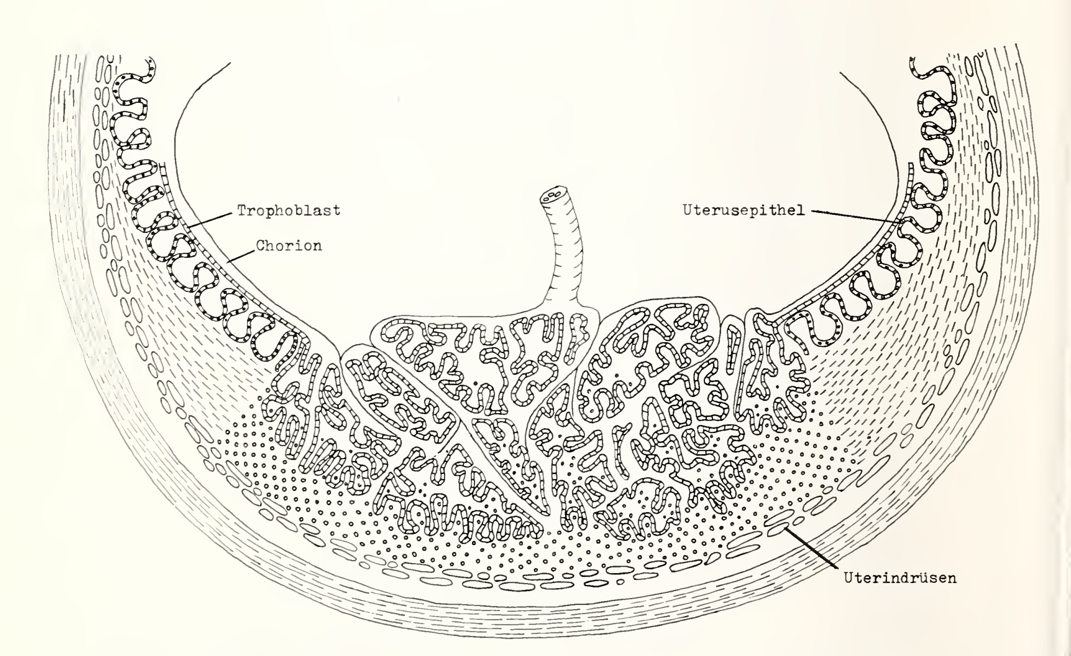



*Abb. 20.* Schema der zentralen syndesmo-chorialen Labyrinthplacenta mit epithelio-chorialer Ringzone

maternes Oberflächenepithel entbehrt, zur Bildung deutlicher und verschieden kalibriger, Trophoblast umschlossener Hohlräume (Abb. 20), die blutleer sind und an denen auch keine Verbindung zu Uterindrüsen nachzuweisen ist. Es darf daher angenommen werden, daß diese Hohlräume durch Lyse entstanden sind.

Dieses ausgedehnte, zentrale Placentarlabyrinth ist an seinem Rand, analog den Vorstadien, von einem deutlich gegen das Labyrinth abgesetzten epitheliochorialen Placentarring umgeben, in dem kleine, mit Drüsenausführgängen verbundene Chorionblasen vorhanden sind.

## Diskussion

Die hier ausführlich dargelegten Untersuchungsergebnisse führen zur Überzeugung, die reife Mausmaki-Placenta sei ein Mischtypus, bei dem der zentrale und ausgedehnte Placentakern eine syndesmo-choriale Labyrinthplacenta ist, die von einer echten epithelio-chorialen Ringplacenta umgeben wird.

Diese Ansicht steht jedoch nicht in Einklang mit der ziemlich einheitlichen Auffassung anderer Autoren, obwohl mit Ausnahme des Nidationsgeschehens (Bluntschli 1939; Luckett 1974) die Placentation von *Microcebus* bisher weder eingehend noch kritisch untersucht wurde. Über *Microcebus* und sein feto-maternes Stoffwechselorgan sind deshalb im Schrifttum auch keine entscheidenden Angaben zu finden. Aufgrund der bisherigen, taxonomischen Zuordnung des Mausmaki zu den Lemuridae wird darum seine Placenta auch als der seiner nächsten Verwandten analog betrachtet.

Die Placenta der Lemuriden hat Strahl (1899, 1905) aufgrund seiner Untersuchungen an *Lemur mongoz* als diffuse Halbplacenta bezeichnet, worin ihm Jenkinson für *Lepidolemur* beipflichtet. In dieser Halbplacenta stecken die aus fetalem Bindegewebe bestehenden und von Chorionektoderm überzogenen Zotten in entsprechend geformten Gruben des Uterusepithels, so daß es zu keiner Ausbildung einer Decidua kommt. Bei seiner stammesgeschichtlichen Einteilung der Primaten hat Hill (1932) unter dem Einfluß der nur anthropozentrisch verständlichen, histologisch-phylogenetischen Einordnung der Placenten in den Lemuroidea die niederste Evolutionsstufe, aus der die höher entwickelten Primaten ihren Ursprung nehmen, gesehen. Deshalb charakterisiert er die Halbaffenplacenta als diffus, adeciduat und von epithelio-chorialem Typus, bei dem es zu einem Ineinandergreifen der vascularisierten Chorionzotten mit den entsprechenden Uterus-Krypten kommt. Auch bei *Microcebus* erwies sich, nach den hier vorgelegten Befunden aus den frühen Placentationsphasen die feto-materne Relation als epithelio-chorial, deren Umfang jedoch in den späteren Phasen geringer wird und der offenbar zunehmenden Invasivkraft des Trophoblasten zentrifugal weicht. Inwiefern für das Zurückweichen der Umlagerungszone vor dem „Angriff" des Chorionepithels auch eine für Mausmaki spezifische Placentarwertigkeit des Endometriums (Wislocki and Streeter 1938) im Sinn einer durch den Trophoblast gesteuerten Autolyse (Strauss 1944) mitspielt, könnte nur ein Experiment klären.

Auffällig erscheint bei noch auffällig großem Dottersack auch das etwa zeitige Zusammenfallen der sukzessiven Ablösung des chorio-omphaloiden durch den chorio-allantoiden Kreislauf mit dem Beginn der Trophoblastinvasion. Diese Relation könnte durch den in dieser Phase möglicherweise gesteigerten Bedarf des Embryo an Nähr- und Aufbaustoffen verursacht sein. Fehlende placentare Zwischenstadien gestatten es leider nicht, näher auf dieses biologische Problem einzugehen.

Auch Starck (1956, 1959) sieht unter einer gewissen Einschränkung und unter Hinweis auf ihre Problematik die Lemurenplacenta als epithelio-chorial an; dabei hält er (1956) nachdrücklich fest, daß an der Wurzel des Primatenstammes, wohin

auch die Lemuriformes gehören, Formen mit verschiedenwertigen Placentareinrichtungen standen. Ebenfalls Mossman (1937) ist dieser Auffassung, wenn er in der epithelio-chorialen Lemurenplacenta eine sekundäre Vereinfachung sieht. Für Starck (1956) ist „die Behauptung, daß die Lemuroidea eine epitheliochoriale Plazenta schlechthin besäßen, nicht aufrecht zu halten", denn tatsächlich nehmen "die Lemuroidea in vielem eine Sonderstellung ein. Es handelt sich offenbar um eine altertümliche Gruppe, die in vielen Merkmalen den Insectivora nahesteht". Nun ist *Microcebus murinus* eine extreme Zwergform, der Hintzsche (1940) (ihm standen placentare Spätstadien, die in der „Sammlung Bluntschli, Madagaskar, 1931" fehlen, nicht zur Verfügung) eine epithelio-choriale Placenta zuschreibt, obwohl bei ihr nach Starck (1956) der invasive Placentaanteil im Gegensatz zu den Großformen im Vordergrund stehen sollte; bei diesen „wurden die invasiven Anteile zugunsten spezialisierter epithelio-chorialer Bezirke unterdrückt". Tatsächlich zeichnen sich die nächsten Verwandten wie *Cheirogaleus* von Mausmaki durch ansehnliche Körpergröße aus.

Aufgrund der invasiven Trophoblasttendenz und der möglichen endometralen Placentarwertigkeit ist so eine placentologische Beziehung zwischen *Microcebus murinus* und *Galago demidovii*, ebenfalls einer Zwergform, nicht von der Hand zu weisen. Auch bei *Galago* besteht ein doppelter Placentationstypus (Gérard 1929, 1931) bei dem analog zu Mausmaki eine zentral gelegene endothelio-choriale Zottenplacenta von einem flächenmäßig großen epithelio-chorialen Placentarbezirk umfaßt wird. Diese, innerhalb der Lemurengruppe außergewöhnliche, placentare Situation räumt *Galago* und *Microcebus* eine Sonderstellung ein, die bisher für *Galago* von einzelnen Autoren zurückhaltend betrachtet wird. Immerhin gilt in diesem Zusammenhang zu beachten, daß bei einer Tierart gleichzeitig verschiedene Placentatypen vorkommen können (Starck 1949). Nachdem nun bei *Microcebus* für einen weiteren Zwerglemuren ein Parallelbefund erhoben werden konnte, bedarf dieses Problem der zweiartigen Placentation unbedingt einer grundlegenden Überprüfung, weil es uns der Klärung von Fragen der Evolution und Phylogenese, sowie der Physiologie der Placenta näher bringen kann.

### Zusammenfassung

Bisher wurde die Lemuren-Placenta generell als epithelio-chorial geschildert, weshalb *Microcebus* den Adeciduata zugeordnet wurde. Eine Überprüfung dieser Auffassung war daher nach Vorliegen placentarer Schnittserien von *Microcebus murinus* erforderlich.

Die Untersuchung ließ erkennen, daß im „Placentationsstadium" Syntrophoblast ins Endometrium eindringt und sich hier schrittweise gegen die Schleimhautbasis hin ausdehnt. Infolge der Trophoblastinvasion wird die Mucosa uterina decidualisiert und im Bereich des vordringenden Syncytiums zur Durchdringungszone. Infolge einer gewissen endometralen Abwehrbereitschaft mit noch unbekanntem Mechanismus dehnt sich der Syntrophoblast auch gegen den Cytotrophoblast hin aus, wodurch es auf der kindlichen Seite zu dem charakteristischen Faltenreichtum der Lemurenplacenta und zur Bildung von mit Uterindrüsen in Verbindung stehenden Chorionblasen kommt. Unter teilweisem Endothelverlust dehnen sich die intradecidualen Blutgefäße sukzessiv zu Lakunen aus. Mit Beginn der Placentation wird das omphaloide durch das allantoide Gefäßsystem ersetzt. In den späten Placentationsstadien ist die Durchdringungszone stark reduziert und ein reich verästeltes Choriongerüst faßt nur noch schmale Deciduastrassen zwischen sich bzw. umgibt Zerfallsherde. Außerhalb des durch die Durchdringungszone charakterisierten Placentakernes liegt Cytotrophoblast dem durch Faltenbildung in seiner Oberfläche vergrößerten Uterusepithel auf, unter dem jegliche deciduale Reaktion fehlt.

Danach ist die Mausmaki-Placenta ein Mischtypus; sein zentraler Placentakern ist eine syndesmo-choriale Labyrinthplacenta, die von einer epithelio-chorialen Ringplacenta umgeben wird. Aufgrund des zweiartigen Placentationstypus bei *Microcebus murinus* ergibt sich eine placentologische Beziehung zu *Galago demidovii*.

**Summary**

*The placenta of Microcebus murinus Miller*

Until now, the placenta of the lemurids has been described as epithelio-chorial and therefore *Microcebus* was classified with the Adeciduata. A reexamination of this opinion became necessary upon obtaining new series of placental sections of *Microcebus murinus*.

Examination showed that in the "stage of placentation" the syntrophoblast enters into the endometrium and gradually expands towards the basis of the mucosa. Due to the invasion of the trophoblast the mucosa uterina becomes decidualized and becomes the junction zone in the region of the advancing syncytium. Because of a certain endometrial defensiveness, whose mechanism is still unexplored, the syntrophoblast expands also towards the cytotrophoblast. This causes on the embryonic side the characteristic, rich folding of the lemur placenta and the formation of chorionic vesicles connected with uterine glands. With a partial loss of the endothelium the intradecidual blood vessels gradually expand into lacunae. With the inception of placentation the zone of penetration the omphaloid vessel system is replaced with the allantoic. In the late stages of placentation the zone of penetration is strongly reduced and a richly branched-out chorionic structure contains only narrow avenues of decidua, or surrounds areas of decay. Outside of the placental center, which is characterized by the zone of penetration, the cytotrophoblast rests upon the uterine epithelium whose surface has been enlarged through folding and below which no decidual reaction exists.

The Mausmaki placenta therefore is a mixed type; its placental center is a syndesmochorial labyrinthine placenta, which is surrounded by an epithelio-chorial, ring-shaped placenta. Because the placenta of *Microcebus murinus* consists of two different types, a placentologic relationship with *Galago demidovii* is evident.

**Literatur**

Arey, L. B. (1959): Developmental Anatomy. 6th ed. Philadelphia and London: W. B. Saunders Comp.

Bluntschli, H. (1939): Frühe Entwicklungsstadien von *Microcebus murinus*. Bio-Morphosis **1**, 333—334.

Gérard, P. (1929): Contribution à l'étude de la placentation chez les Lémuriens. A propos d'une anomalie de la placentation chez *Galago demidoffi* (Fisch). Arch. Anat. micr. **25**, 56—68.

— (1931): Les stades précoces de l'ontogénèse chez *Galago demidoffi* et les problèmes du mésoblaste primitif chez l'embryo humain. Bull. Acad. Méd. Belg. **17**, 662—682.

Grosser, O. (1927): Frühentwicklung, Eihautbildung und Placentation des Menschen und der Säugetiere. Dtsche Frauenhlkde **5**, 1—454.

Hill, J. P. (1932): The developmental history of the Primates. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, **221**, 45—178.

— Burne, R. H. (1922): The foetal membranes and placentation of *Chiromys madagascariensis*, Proc. Zool. Soc. London. 1145—1170.

— Ince, F. E.; Subba Rau, A. (1928a): The mode of vascularization of the chorion in the lemuroidea and its phylogenetic significance. C. R. Ass. Anat. **23**, 196—200.

— — — (1928b): The development of the foetal membranes in Loris, with special reference to the mode of vascularisation of the chorion in the Lemuroidea and its phylogenetic significance. Proc. Zool. Soc. London. **2**, 699—716.

Hintzsche, E. (1940): Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois (nach Untersuchungen an *Microcebus murinus* und an Centetidae). Z. mikr.-anat. Forsch. **48**, 54—107.

Jenkinson, J. W. (1915): The placenta of the lemur. Quart. J. micr. sci. **61**, 171—184.

Leiser, R. (1975): Kontaktaufnahme zwischen Trophoblast und Uterusepithel während der frühen Implantation. Anat., Histol., Embryol. **4**, 63—86.

Luckett, W. P. (1974): Comparative development and evolution of the placenta in Primates. In: W. P. Luckett (ed.), Reproductive Biology of the Primates. Contrib. to Primatol. **3**, 142—234.

Milne-Edwards, A. (1871): Observations on some points in the embryology of the Lemuroidea, and on the zoological affinities of the animals. Ann. Mag. nat. Hist. **8**, 438—440.

— Grandidier, A. (1875): Du placenta et des enveloppes foetales des Lémuriens. In: Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar. Vol. IX. Histoire naturelle des mammifères. Paris.

Mossman, H. W. (1937): Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory structures. Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 479, Contrib. Embryol. **26**, 129—246.

Starck, D. (1949): Ein Beitrag zur Kenntnis der Placentation bei den Macroscelididen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **114**, 319—339.
— (1956): Primitiventwicklung und Plazentation der Primaten. In: H. Hofer, A. H. Schultz, D. Starck (ed.): Primatologia, Vol. 1, 723—886.
— (1959): Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere. In: J.-G. Helmcke, H. v. Lengerken, D. Starck (ed.): Handb. d. Zoologie, Bd. **8**, 1—276. Berlin: Walter de Gruyter & Co.
Strahl, H. (1899): Der Uterus gravidus von *Galago agisymbanus*. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **26**, 155—199.
— (1905): Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Placenta (Lemuriden, *Viverra civetta* und *Centetes ecaudatus*). Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **27**, 263—319.
Strauss, F. (1944): Die Implantation des Keimes, die Frühphase der Placentation und die Menstruation. Bern: Verlag Paul Haupt.
Turner, W. M.: On the placentation of the Lemurs. Trans. Roy. Soc. London. **166**, 569—587.
Wislocki, G. B.; Streeter, G. L. (1940): On the implantation of the macaque *(Macaca mulatta)* from the time of implantation until the formation of the definitive placenta. Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 496, Contrib. Embryol. **27**, 1—66.

*Anschrift der Verfasserin:* Dr. Rosemarie Reng, Studerstraße 68, CH-3004 Bern

# Investigations on the sciurid manus

## II. Analysis of functional complexes by morphological integration and by coefficients of belonging

By Ch. A. Long and J. Captain

*Receipt of Ms. 6. 10. 1976*

## Introduction

Functional complexes were studied by correlations in the bones of the manus of three different squirrels and compared with those of aerial bats. The analysis of correlation matrices was accomplished two ways, by using measures of morphological integration (Olson and Miller 1958; see van Valen 1965) and also, for the first time in biology, a relatively simple factor analytical method using "coefficients of belonging" (Harman 1967). Patterns of variation were observed, and the studies on correlation were performed to relate structure of the sciurid forefoot with its functions.

## Methods

The bones of the right forelimbs of Wisconsin adult *Glaucomys volans* (30) and of the manus in *Spermophilus tridecemlineatus* (20) and *Sciurus carolinensis* (20) were boiled at low temperature in ammonia hydroxide and cleaned. The small bones were measured in microns by means of a Gaertner Slide Micrometer. Dial calipers accurate to 0.02 hundreths of a millimeter were used for the radius and humerus. The *Spermophilus* and *Glaucomys* were difficult to clean, until the partially cleaned bones were softened and cleared in petri dishes containing glycerin. All measurements were made at 20 °C, and each bone was measured three times.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 214—221

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

*Table 1*

Coefficients of variation (± SE) for the bones of the manus in three squirrels and one bat

| | MET. V | V, 1 | V, 2 | IV | IV, 1 | IV, 2 | III | III, 1 | III, 2 | II | II, 1 | II, 2 | Means |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Spermophilus* (semi-fossorial) | 5.03±.82 | 4.51±.73 | 7.92±1.3 | 4.03±.65 | 4.83±.78 | 6.03±.98 | 4.02±.65 | 4.60±.75 | 5.22±.85 | 4.39±.71 | 4.91±.80 | 6.16±1.0 | 5.14 |
| *Sciurus* (scampering-arboreal) | 4.91±.80 | 3.84±.62 | 4.44±.72 | 4.18±.68 | 3.60±.58 | 4.13±.67 | 4.42±.72 | 3.37±.55 | 3.82±.62 | 4.81±.78 | 3.62±.59 | 5.09±.83 | 4.18 |
| *Glaucomys* (arboreal-volant) | 3.94±.52 | 3.55±.47 | 4.00±.52 | 3.65±.48 | 2.40±.31 | 3.66±.48 | 3.93±.52 | 2.51±.33 | 3.39±.44 | 4.20±.55 | 3.17±.42 | 6.80±.89 | 3.77 |
| *Tadarida* (aerial) | 2.95±.30 | 3.47±.38 | 10.75±1.2 | — | — | — | 2.59±.26 | 3.45±.36 | 4.78±.50 | 2.78±.30 | 18.47±2.0 | — | — |

## Results

### Variation patterns

The coefficient of variation (CV) determined for the bones in the manus of *Spermophilus,* a semi-fossorial form; *Sciurus,* arboreal; and *Glaucomys,* a volant squirrel are compared with those previously reported for the aerial bat *Tadarida* in Table 1 (Bader and Hall 1960; Long and Kamensky 1967). The marked trend reported in bats, namely increased variations distally, is not seen in these squirrels. The reasonable explanation for this may be that the distal phalanges are clawed and functional in squirrels, but vestigial or lost generally in bats (except the thumb which expresses low variation).

Volant *Glaucomys* resembles bats somewhat in variation as well as in function showing interesting high variation distally in digit II. Variation of the second phalanx is nearly double the mean CV (3.77). In *Tadarida* the second phalanx has been lost, and the now vestigial and distal first one had a remarkably high CV of 18.47, almost identical with the values found in two *Myotis* bats (Bader and Hall 1960). The ground squirrel *Spermophilus* showed an apparent upswing in CV values in the second digit, but the second phalanx, which has a far different function than in volant-arboreal *Glaucomys* (CV: 6.16) was not much more variable than average (mean CV: 5.14).

The mean CV's decreased from the semi-fossorial *Spermophilus* to arboreal *Sciurus* (4.18), and to volant *Glaucomys* (3.77). *Sciurus* showed little fluctuation in variation in the forelimb.

Exceptionally low variations were evident in the first phalanges of the third and fourth digits in *Glaucomys,* and these same bones were relatively low in *Sciurus* and *Spermophilus.* In the two scansorial squirrels the pat-

tern was consistently low in variations of the first phalanges, whereas in bats and Spermophilus the metacarpals were low.

High CV's included the second phalanges of digits V, IV, and II in *Spermophilus*, and probably II, phalanx 2 in *Sciurus* and especially in *Glaucomys*.

The volant *Glaucomys* might be expected to approach the aerial pattern of birds and bats (Bader and Hall 1960; Long and Kamensky 1967), but two very different evolutionary phenomena are probably involved. Savile (1957) suggested and most workers accept that primitive birds were soarers with long wings evolved, that subsequently shortened. Modern bats are likewise in the process of shortening their wings, having lost some of their distal phalanges. On the other hand, *Glaucomys* has not attained soaring wings and is apparently in the process of elongating the bones in the forelimb (see Piterka 1936). Nevertheless, in the low variation (high function) of the outer digits and high variation (low function) of the distal elements of digit two the volant and aerial forms resemble one another and differ greatly from the pattern of variation and function (Long and Captain 1974) of semi-fossorial *Spermophilus*.

## Correlation and morphological integration

The Pearson correlation coefficient (r), converted to Z, was used to measure the association of bones in the manus in *Sciurus*, *Glaucomys*, and *Spermophilus*. The samples were not as large as desirable, but the conclusions obtained, by two different methods, seem conservative and reasonable in regard to function and form. Functional complexes can be identified by correlation (Olson and Miller 1958; Van Valen 1965), and in our study the levels of significance were used to reveal factors of morphological integration. The results (see Figure) of squirrels varying from terrestrial to volant adaptive zones were compared to findings on the only aerial mammals, the bats (Long and Kamensky 1967; Bader and Hall 1960, although in the latter only significant r's were published).

Serial homologues, defined as bones of the digits occupying the same position (e. g., metacarpals of digits III and IV), showed the highest correlations. In tables 2, 3, 4, the serial bones are readily studied by reading in the diagonals arising from

*Fig.* Dendrograms for *Spermophilus*, *Sciurus*, *Glaucomys*, and *Tadarida* showing levels of morphological integration by means of Z values. Roman numerals refer to metacarpals, Arabic numerals to phalanges. The bones of the pollex and in *Tadarida* digit IV were omitted. Concerning *Spermophilus*, other reasonable interpretations associate V, p. 1 and V as a separate group, or II, 2 and III, 2 as separate and having affinity with IV, 2; II; III; and IV.

*Table 2*

**Correlation coefficients of bones of the manus in *Spermophilus***

The values for serial homologues in the lower, left diagonals are coefficients of determination ($r^2$). N, 19. Second phalanges show low $r^2$ values. Metacarpal shows alienation to other metacarpals particularly with III

| Bone | II, met. | II, p. 1 | II, p. 2 | III | III, p. 1 | III, p. 2 | IV | IV, p. 1 | IV, p. 2 | V | V, p. 1 | V, p. 2 | $\Sigma r$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| II | | .84 | .72 | .87 | .76 | .83 | .93 | .77 | .88 | .75 | .78 | .54 | 8.67 |
| II, p. 1 | | | .57 | .81 | .93 | .84 | .80 | .95 | .80 | .62 | .89 | .45 | 8.50 |
| II, p. 2 | | | | .65 | .57 | .82 | .71 | .56 | .78 | .67 | .37 | .50 | 6.92 |
| III | .76 | | | | .71 | .78 | .95 | .69 | .79 | .56 | .66 | .40 | 7.92 |
| III, p. 1 | | .86 | | | | .87 | .76 | .98 | .71 | .62 | .79 | .30 | 8.05 |
| III, p. 2 | | | .67 | | | | .79 | .87 | .82 | .59 | .71 | .41 | 8.43 |
| IV | .86 | | | .90 | | | | .75 | .83 | .78 | .74 | .48 | 8.52 |
| IV, p. 1 | | .90 | | | .96 | | | | .72 | .60 | .83 | .34 | 8.06 |
| IV, p. 2 | | | .61 | | | .67 | | | | .72 | .72 | .62 | 8.39 |
| V | .56 | | | .31 | | | .61 | | | | .78 | .36 | 7.05 |
| V, p. 1 | | .79 | | | .62 | | | .69 | | | | .46 | 7.73 |
| V, p. 2 | | | .25 | | | .50 | | | .38 | | | | 4.86 |

*Table 3*

**Correlation coefficients of bones of the manus in *Sciurus***

The values for serial homologues in the lower, left diagonals are coefficients of determination ($r^2$). N, 19. All bones, even the second phalanges, show high $r^2$ values

| Bone | II, met. | II, p. 1 | II, p. 2 | III | III, p. 1 | III, p. 2 | IV | IV, p. 1 | IV, p. 2 | V | V, p. 1 | V, p. 2 | $\Sigma r$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| II | | .75 | .59 | .95 | .76 | .60 | .88 | .70 | .51 | .93 | .73 | .67 | 8.07 |
| II, p. 1 | | | .71 | .83 | .93 | .72 | .83 | .89 | .80 | .84 | .92 | .92 | 9.14 |
| II, p. 2 | | | | .73 | .78 | .95 | .79 | .79 | .89 | .65 | .66 | .86 | 8.40 |
| III | .90 | | | | .83 | .72 | .98 | .77 | .63 | .95 | .77 | .73 | 8.89 |
| III, p. 1 | | .86 | | | | .82 | .87 | .98 | .86 | .83 | .94 | .91 | 9.51 |
| III, p. 2 | | | .90 | | | | .81 | .85 | .98 | .69 | .74 | .92 | 8.80 |
| IV | .77 | | | .96 | | | | .84 | .70 | .93 | .79 | .77 | 9.19 |
| IV, p. 1 | | .79 | | | .96 | | | | .90 | .79 | .94 | .92 | 9.37 |
| IV, p. 2 | | | .79 | | | .96 | | | | .53 | .81 | .89 | 8.50 |
| V | .86 | | | .90 | | | .86 | | | | .83 | .78 | 8.75 |
| V, p. 1 | | .85 | | | .88 | | | .88 | | | | .94 | 9.07 |
| V, p. 2 | | | 74. | | | .85 | | | .79 | | | | 9.31 |

metacarpals III, IV, and V. In *Sciurus* the r's in the first diagonal exceed 0.90 except one between phalanx 2 of digits IV and V (which is 0.89). In *Spermophilus* and *Glaucomys* the serial bones correlate strongly also, with some interesting exceptions (see below). In bats *(Myotis)* the serial bones showed high correlation according to Bader and Hall (1960). Adjacent bones in a digit usually showed higher correlation than separated bones.

*Table 4*

**Correlation coefficients of bones of the manus in *Glaucomys***

The values for serial homologues in the lower, left diagonals are coefficients of determination ($r^2$). N, 29. Some of the second phalanges show low $r^2$ values

| Bone | II, met. | II, p. 1 | II, p. 2 | III | III, p. 1 | III, p. 2 | IV | IV, p. 1 | IV, p. 2 | V | V, p. 1 | V, p. 2 | Σr |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| II | | .68 | .34 | .93 | .66 | .46 | .88 | .69 | .45 | .90 | .70 | .41 | 7.10 |
| II, p. 1 | | | .58 | .64 | .92 | .72 | .58 | .91 | .70 | .68 | .94 | .78 | 8.13 |
| II, p. 2 | | | | .37 | .53 | .61 | .32 | .55 | .62 | .34 | .58 | .74 | 5.58 |
| III | .86 | | | | .62 | .39 | .95 | .64 | .41 | .92 | .66 | .38 | 6.91 |
| III, p. 1 | | .85 | | | | .75 | .59 | .92 | .74 | .58 | .93 | .80 | 8.04 |
| III, p. 2 | | | .37 | | | | .32 | .77 | .93 | .32 | .78 | .86 | 6.91 |
| IV | .77 | | | .90 | | | | .58 | .38 | .88 | .64 | .36 | 6.48 |
| IV, p. 1 | | .83 | | | .85 | | | | .73 | .59 | .94 | .76 | 8.08 |
| IV, p. 2 | | | .38 | | | .86 | | | | .30 | .81 | .92 | 6.99 |
| V | .81 | | | .85 | | | .77 | | | | .70 | .34 | 6.55 |
| V, p. 1 | | .88 | | | .86 | | | .88 | | | | .83 | 8.02 |
| V, p. 2 | | | .55 | | | .74 | | | .85 | | | | 7.18 |

*Table 5*

**Relation between high variation and low correlation**

| | High | | | | | Lower | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Bone | CV | Mean r | Mean k | | Mean k | Mean r | CV | Bone |
| *Tadarida* | II, p. 1 | 18.47 | .12 | .99 | > | .92 | .39 | 3.45 | III, p. 1 |
| *Spermophilus* | V, p. 2 | 7.92 | .44 | .90 | > | .66 | .75 | 4.02 | III, p. 2 |
| *Glaucomys* | II, p. 2 | 6.80 | .51 | .86 | > | .77 | .64 | 3.66 | IV, p. 2 |

In *Spermophilus* the bones of the fifth digit hardly correlated with their serial homologues, probably because V is becoming vestigial. Phalanx 2 of digit II showed somewhat low correlation with other bones (except in *Sciurus*) possibly because this phalanx is somewhat high in variation (see above).

An inverse relation between high variations and low correlation is shown in table 5. Where the statistic k is the coefficient of alienation (the square root of $1 - r^2$). These results are not surprising for the Pearson correlation coefficient measures proportionate deviations in common, and if one bone becomes variable the proportions are altered. High variation or low correlation shows a low degree of functional use.

The coefficient of determination ($r^2$) shows what per cent of the variability of one variable is explained by variability af another. These coefficient are listed for the serial homologues in the correlation tables 2, 3 and 4 in the lower left diagonals. In many instances these values exceed 80 per cent, reflecting the strong developmental homeostasis expected of serial homologues. Low values (alienation) apparently resulted from a changed function of a digit, especially in digit V of *Spermophilus*.

In *Sciurus* the second phalanx of digit V showed high correlation with more bones than did the other second phalanges; V, p. 2 showed high correlation with II, p. 1; III, p. 1; IV, p. 1; and V, p. 1. This may be a result of elongation and functional importance of V, p. 2 in a scansorial squirrel (LONG and CAPTAIN 1974).

In *Spermophilus* the only exceptional characteristic noted was the relatively low correlation of the distal serial homologues. The highest r observed was of III, p. 1 and IV, p. 1. Surprisingly, IV, p. 2 fit with several metacarpals (Fig. 1). In *Glaucomys,* II, p. 2 stands alone, but basically the pattern of Z correlation closely resembles that of *Sciurus* (Fig. 1).

## Coefficients of belonging

Another method of analyzing correlation tables and of verifying findings of morphological integration is the grouping of variables on the basis of their intercorrelations by means of coefficients of belonging (B-coefficients). B is defined as 100 times the ratio of the average of the intercorrelations among the variables of a group to their average correlation with all remaining variables (HARMAN 1967). Variables that show notable intercorrelation are grouped by the equation,

$$B_j = 200\,(n-v)\,S/(v-1)\,T$$

where n is the total number of variables (kinds of bones in this case), v is the number of correlations assigned tentatively to a group (for example, between metacarpals II and III, II and IV etc.), S is the summation of intercorrelations of these variables, and T is the sum of their correlations with the remaining variables. T is calculated by $T = \Sigma r_{e_1} + \Sigma r_{e_2} - 2r_{e_1e_2}$ when $r_{e_1e_2}$ has the highest correlation, and subsequently by a recurrence formula $T_v = T_{v-1} + \Sigma r_{eb} - 2L_v$, where b is the last variable added (because of a high r) to the group, and L is $\Sigma r_{bj}$. The last summation is the sum of correlations of b and j variables in the group. $S_v$ is the sum of $S_{v-1}$ and $L_v$. A precipitous drop in the B-coefficient causes removal of the last variable from the group. Clear examples are provided by HARMAN (1967).

By means of B-coefficients the group factors of the correlation table for *Sciurus* and *Glaucomys* revealed only the importance of serial homology. The metacarpals constituted a distinct group, and the first and second phalanges together made up a second group. In both of these scansorial squirrels the last variable added was the second phalanx of digit II. The groupings were remarkably similar, and resembled somewhat those of the bat *Tadarida,* in which the vestigial index phalanx (II, p. 1) was itself a separate group (see below). The B-coefficients of *Sciurus* were markedly lower than in *Glaucomys* because of a high overall correlation in the former, perhaps related to its greater problem (for climbing) of weight (*Sciurus* B: 115–127; *Glaucomys* B: 132–181).

In *Spermophilus* there were two notable exceptions to groupings resulting from serial homology. Phalanx two of digit three fit in the grouping of first phalanges. In *Spermophilus* there was difficultiy in assigning metacarpal V to the metacarpal group, but V fit with IV, p. 2 and II, p. 2. The phalanx V, p. 2 stood alone. Probably the peculiarity of digit V results from its shortening and loss of function (LONG and CAPTAIN 1974). The groups were as follows: 1. phalanges III, p. 1; IV, p. 1; II, p. 1; III, p. 2; and V, p. 1; 2. metacarpals III, IV and II; 3. IV, p. 2; II, p. 2; and V; and 4. only V, p. 2.

The use of B-coefficients for the r-table recorded by LONG and KAMENSKY (1967) for the free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis,* revealed that the correlation of serial homologues was obscured by the distinct groupings of 1. nearly all bones in the wing; 2. metacarpals I and I, p. 1; and 3. finally II, p. 1, which stood alone. The

loss of function and/or high variation in vestigial II, p. 1 and the different function of clawed digit I from the other bones in the wing doubtless account for these three groupings.

The B-coefficient varies as a result of a change in the numerator (intercorrelation) or denominator (out-group correlation). A high r important in morphological integration may fail to live up to its promise if other correlations are low. The loss of variables from the denominator, when V is high, may lead to fluctuation of the value of B. B-coefficients provide confidence from verification by a different analysis of an r-table and bring to light the importance of some groupings perhaps not noticed in other tests. They provide a conservative, reasonable analysis of a correlation table, as can be seen by the close correspondence of coefficients of *Glaucomys* and *Sciurus* which are fairly close in relationship (Long and Captain 1974; Black 1963).

### Acknowledgements

We are grateful to Kathy Captain for help in the measuring of bones and the computations of correlations. Drs. Craig C. Black, Texas Tech. University Museum, and David Webb, Florida State Museum, provided helpful suggestions and criticisms.

### Summary

Patterns of variation and correlation of the bones of the forelimb were observed in semi-fossorial, arboreal, and volant squirrels and compared to those in aerial bats. Sciurids did not resemble bats in high variations of distal bones, but serial homology was an important reason for high correlations in all these mammals. In volant *Glaucomys*, as in the aerial bats, the distal phalanx of the index digit showed high variation and low correlation. From the semi-fossorial, arboreal, volant, to aerial mammals studied, the bones in the forelimb showed a general trend in reduced variation (excluding vestigial bones). Coefficients of determination were high (often exceeding 80 per cent) in serial homologues in the sciurid manus, but were low for digit V of the semi-fossorial *Spermophilus*. Digit V in *Sciurus* and *Glaucomys* shows functional importance. Patterns of correlation in *Sciurus* and volant-arboreal *Glaucomys* are similar. The methods for identifying functional groupings by morphological integration and by a simple kind of factor analysis involving "coefficients of belonging" yield similar results. Biologists should consider the application of either or both techniques to problems on correlations. Coefficients of belonging are easily calculated.

### Zusammenfassung

*Untersuchungen an der Hand von Sciuriden. II. Analyse der Längen von Phalangen und Metacarpalia bezüglich ihrer Variabilität und Interkorrelationen*

An je einer Serie von grabenden *(Spermophilus tridecemlineatus)*, baumlebenden *(Sciurus carolinensis)* und gleitenden *(Glaucomys volans)* Sciuriden wurden die Längen der Metacarpalia und Phalangen gemessen, ihre Variationskoeffizienten (Tab. 1) und die Korrelationskoeffizienten zwischen allen Elementen derselben Art (Tab. 2—4) berechnet. Die distalen Phalangen variieren weit weniger als bei einer Fledermaus *(Tadarida)*. Relativ hoch ist nur die Variabilität der 2. Phalange des 2. Fingers beim Flughörnchen *(Glaucomys)*. Die mittlere Variabilität der Handknochen nimmt von *Spermophilus* über *Sciurus* zu *Glaucomys* ab. Die Korrelationskoeffizienten zwischen Knochen einer Serie (etwa zwischen verschiedenen Metacarpalia) sind im allgemeinen höher als zwischen nicht Serienhomologen (etwa zwischen irgendeinem Metacarpale und einer ersten Phalange). Nur schwach korreliert mit homologen Elementen der übrigen Strahlen sind die des 5. Fingers von *Spermophilus*. Das mag mit seiner relativen Bedeutungslosigkeit zusammenhängen. Zur Feststellung, welche Knochengruppen enger korrelieren, eignet sich der „Zusammengehörigkeits-Koeffizient" (coefficient of belonging) nach Harman (1967). Seine Berechnung bestätigt die schon aus der Betrachtung der Korrelationskoeffizienten ermittelten Gruppierungen, kann aber weitere, zunächst übersehene Zusammengehörigkeiten aufdecken.

### Literature

BADER, R. S.; HALL, J. S. (1960): Osteometric variation and function in bats. Evolution **14**, 8—17.
BLACK, C. C. (1963): A review of the North American Tertiary Sciuridae. Bull. Mus. Comp. Zool. **130**, 109—248.
HARMAN, H. H. (1967): Modern factor analysis. 2nd ed. Chicago: Univ. Chicago Press.
LONG, C. A.; KAMENSKY, P. (1967): Osteometric variation and function of the high-speed wing of the free-tailed bat. Amer. Midl. Nat. **77**, 452—461.
LONG, C. A.; CAPTAIN, J. (1974): Investigations on the sciurid manus. I. Some new taxonomic characters and their importance in the classification of squirrels. Z. Säugetierkunde **39**, 98—102.
OLSON, E. C.; MILLER, R. A. (1958): Morphological integration. Chicago: Univ. Chicago Press.
PITERKA, H. E. (1936): A study of the myology and osteology of tree sciurids with regard to adaptation to arboreal, glissant and fossorial habits. Trans. Kansas Acad. Sci. **39**, 313—332.
SAVILE, D. B. O. (1957): Adaptive evolution in the avian wing. Evolution **11**, 212—224.
VAN VALEN, L. (1965): The study of morphological integration. Evolution **19**, 347—349.

*Authors' addresses:* Prof. Dr. CHARLES A. LONG; Dr. J. CAPTAIN, The Museum of Natural History, University of Wisconsin, Stevens Point, Wisconsin 54481, USA

# Reproduction of the multimammate rat, *Praomys (Mastomys) natalensis* (Smith), in Uganda

By B. R. NEAL

*Department of Zoology, University of Southampton*

*Receipt of Ms. 4. 11. 1976*

## Introduction

Multimammate rats are common throughout Africa south of the Sahara. They usually live in savanna, cultivated land, or around human habitation. Their growth and breeding biology has been studied in many areas because they are important carriers of human plague and they may also be serious agricultural pests (KINGDON 1974).

The specific validity of the various described forms is open to question. Chromosome studies have revealed that the form *natalensis* (Smith) from South Africa has 36 chromosomes, the West African form *erythroleucus* (Temminck) has 38 chromosomes, and another unnamed form from West Africa has 32 chromosomes (MATTHEY 1966, 1973). The relationship of Uganda *Mastomys* to these species is not known. They are provisionally referred to the form *natalensis* (DELANY 1975), but chromosome studies are required to help determine their status in relation to the South and West African forms.

Studies by BRAMBELL and DAVIS (1941) in Sierra Leone, CHAPMAN et al. (1959) in Tanzania, DIETERLEN (1967) and PIRLOT (1954) in Zaire, SHEPPE (1972, 1973) in

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 221—231
© 1977 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Zambia, HANNEY (1965) in Malawi, SMITHERS (1971) in Botswana, and COETZEE (1965) in South Africa have indicated that the breeding activity of multimammate rats is possibly related to the pattern of rainfall. However, the seasonal variation of photoperiod and, in some cases, temperature is similar to that of the rainfall in these areas. Therefore, it is not possible to determine with the information presently available which environmental cues are being used to regulate breeding activity.

This report describes the breeding biology, body growth, and population structure of *Mastomys* collected in the Ruwenzori (formerly Queen Elizabeth) National Park in Western Uganda. The study is significant because the study population was located in an area where the effects of photoperiod and temperature on breeding activity could be eliminated because they were virtually constant throughout the year. A brief report on the breeding pattern of this species compared with other rodent species living in the same area is provided by DELANY and NEAL (1969).

## Study areas and climate

Most animals were collected from the Crater Track region (0° 06' S, 29° 54' E) within an area of approximately 8 km$^2$, 8—11 km south of the equator at an altitude of 1000—1100 m. There were few bushes or trees in the area, and the three major grass communities, dominated by *Imperata cylindrica, Cymbopogon afronardus,* and *Themeda triandra,* formed a dense cover 90—120 cm high. Part of the area was burnt in July 1965 and subsequent collections were made in both burnt and unburnt areas. NEAL (1970) provides a more detailed description of the area.

A few animals were also collected in the Royal Circuit area located approximately 1 km south of the Crater Track region at an altitude of 975 m. The vegetation was very similar to that of the Crater Track except for the absence of *Cymbopogon.*

The climate was monitored at Mweya Peninsula located approximately 12 km south of the main study area. Seasonal changes in photoperiod were negligible because the area was located so close to the equator. The mean monthly temperature varied 1 °C (range 22.9—23.9 °C) during the period of study. The maximum temperature recorded was 32.7 °C and the minimum 14.5 °C. Rainfall was seasonal. There are normally two rainy seasons, during the periods March until May and September until November (McCALLUM and HANNA 1969), although the exact dates vary slightly from year to year.

## Materials and methods

A total of 388 *Mastomys* were trapped in the Crater Track region during a 14 month period from April 1965 until May 1966. An additional 40 animals were trapped in the Royal Circuit area during late June 1965. The animals were measured, weighed, and sexed. The gut (from the lower oesophagus to the rectum) was removed and its weight was subtracted from the total weight to obtain a clean body weight. The weight of the uterus and embryos was also subtracted in the case of pregnant females. The carcass was then dissected to determine its reproductive condition.

The paired testes, vesiculae seminales, and epididymides were removed, and weighed after preservation in Bouin's solution. A sperm smear was taken from each cauda epididymis before fixation, and the relative abundance of sperm determined microscopically. The males were categorized as follows: 0 = no sperm present; ½ = only a few sperm visible amongst fat globules, or very few sperm present; 1 = sperm abundant. Only animals in the last class were considered to be fecund.

The female reproductive tract and mammae were examined before fixation. Females were classed as a. lactating, if milk could be expressed from the nipples or if the placental scars were very recent (see below); b. pregnant, if macroscopically visibly pregnant; c. parous,

if placental scars were observed; d. mature, if corpora lutea were present and/or the uterus was well vascularized and swollen; e. immature, if the uterus was very thin and no corpora lutea were observed. Mature females were also classified as anoestrus if the uterus was thin and poorly vascularized; reproductively active, if the uterus was slightly swollen and well vasculated; or in oestrus, if the uterus was red and swollen. The number of live and resorbing embryos in each uterine horn of pregnant females were recorded, and where possible the placental scars of parous females were counted. The placental scars were classed as very recent if they were large and still distended the uterus.

The skulls of all animals were cleaned and the relative age of each individual was determined by the degree of tooth wear (Neal 1968).

## Results

### Breeding season

There were two well-defined periods of breeding activity a year which were correlated with the bimodal rainfall pattern (Fig. 1 B, E). Oestrous females were first collected approximately one month after the onset of the rains and pregnancies first

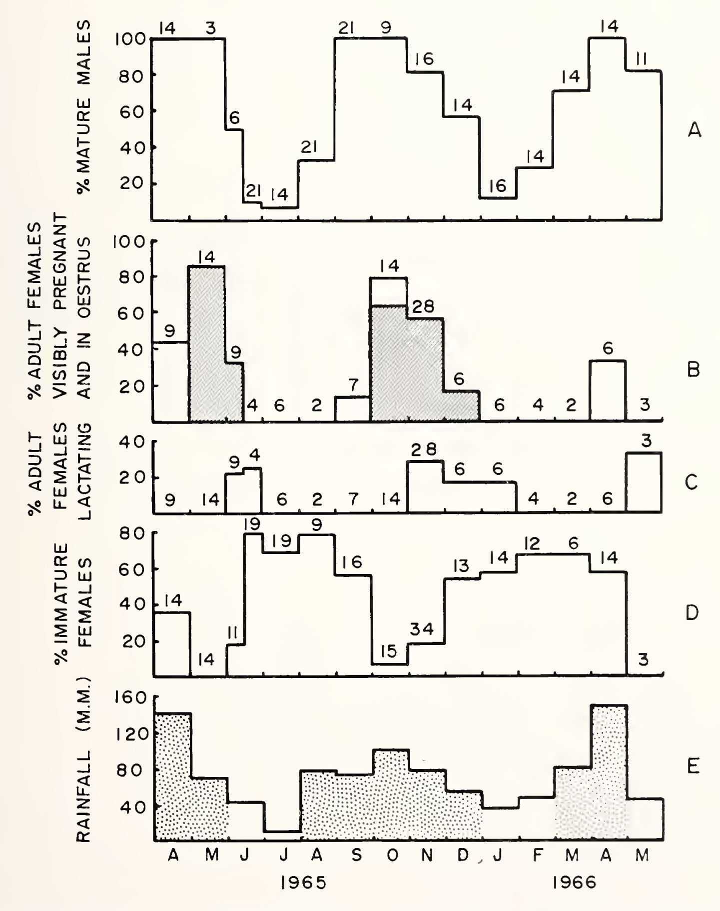



*Fig. 1.* Seasonal changes in reproductive activity of *Praomys (Mastomys) natalensis* in relation to monthly rainfall. The numbers over histograms A — D indicate sample sizes. In B, the cross hatched area represents pregnant females and the open area oestrous females. In E, the stippled area indicates the months when rainfall was greater than 50 mm

recorded two to four weeks later. Reproductive activity declined after an initial peak and ceased at the end of the rains or beginning of the dry season. Females were in a state of permanent anoestrus outside of the breeding periods. The occurrence of lactating and immature females (Fig. 1 C, D) was generally consistent with this pattern of breeding, but the absence of lactating females in July 1965 suggests that the litters of the June pregnancies failed to survive. Breeding activity was not significantly different in burnt and unburnt areas during the September–December breeding period.

The two breeding periods in 1965 were sufficiently long for some females to have two litters, because the gestation period is approximately 23 days (Johnston and Oliff 1954). Approximately one-fifth of the pregnant females collected in June and November were also lactating, which suggests that only a small proportion of the population successfully mated at the post-partum oestrus. Only one of 25 adult females collected immediately following the two breeding seasons was known to have had two litters.

The percentage of males that were mature was highly correlated with female breeding activity (Fig. 1 A), and there was a pronounced seasonal variation in the weights of the adult testes and vesiculae seminales (Table). The mean testes weight of adult males was 1.2 g during the April – June and September – December 1965 and April 1966 breeding periods, compared to a weight of 0.72 g for those collected during the July 1965 and January – February 1966 dry seasons. The difference in weight was highly significant ($t_{94} = 5.98 : P < 0.001$). The regression of the vesiculae seminales was even more pronounced and occurred approximately one month before the testes regressed (see Table), contrary to that found in the Transvaal (Coetzee 1965). A few adult males (age classes X–XIII) were collected with reduced fecundity ratings in July and August 1965, and January 1966 (Fig. 2). Coetzee (1965) and Sheppe (1973) also found a few post breeding males during the dry season in the Transvaal and Zambia. Brambell and Davis (1941) and Chapman

*Table*

**Mean weights (in grams) and standard errors of monthly samples of paired testes and vesiculae seminales (SV) of adults and juveniles**

| Month | No. | adult | | No. | Apr.—May cohort | | No. | Oct.—Nov. cohort | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Testes | SV | | Testes | SV | | Testes | SV |
| Apr. | 14 | 1.29 ± 0.06 | 0.49 ± 0.05 | | | | | | |
| May | 3 | 1.09 ± 0.02 | 0.87 ± 0.30 | | | | | | |
| June | 6 | 1.05 ± 0.18 | 0.16 ± 0.04 | 3 | 0.03 ± 0.003 | * | | | |
| July | 3 | 0.68 ± 0.17 | 0.06 ± 0.01 | 11 | 0.05 ± 0.02 | * | | | |
| Aug. | 4 | 0.96 ± 0.19 | 0.13 ± 0.08 | 16 | 0.36 ± 0.06 | 0.02 | | | |
| Sept. | 19 | 1.12 ± 0.04 | 0.24 ± 0.03 | | Transferred to Adults | | | | |
| Oct. | 9 | 1.24 ± 0.05 | 0.57 ± 0.07 | | | | | | |
| Nov. | 14 | 1.31 ± 0.05 | 0.56 ± 0.04 | | | | 3 | 0.09 ± 0.03 | * |
| Dec. | 9 | 1.20 ± 0.07 | 0.29 ± 0.02 | | | | 6 | 0.17 ± 0.06 | 0.002 |
| Jan. | 3 | 0.67 ± 0.26 | 0.08 ± 0.02 | | | | 14 | 0.21 ± 0.07 | 0.003 |
| Feb. | 3 | 0.81 ± 0.20 | 0.05 ± 0.003 | | | | 11 | 0.15 ± 0.04 | 0.003 |
| Mar. | 2 | 1.33 ± 0.05 | 0.13 ± 0.02 | | | | 12 | 0.63 ± 0.07 | 0.02 |
| Apr. | 14 | 1.16 ± 0.05 | 0.43 ± 0.07 | | | | | Transferred to Adults | |
| May | 9 | 1.10 ± 0.08 | 0.10 ± 0.02 | 2 | 0.03 ± 0 | * | | | |

* Too small to measure.

et al. (1959) believed that males remained permanently in breeding condition after puberty in Sierra Leone and Tanzania, but their sample size was too small to be certain on this point.

The testes and vesiculae seminales of immature animals did not increase in weight during the dry seasons (Table). They increased rapidly in weight with increased rainfall, and all males were classed as fecund a month after the start of the rains. Hanney (1965) has also suggested that the sexual development of young males is delayed during the dry season in Malawi.

## Body weights

The birth weight was estimated to be approximately 1.8 g from the weights of late-term embryos, compared to a mean weight of 2.2 g (range 1.9—3.0 g) for a laboratory population in the Transvaal (Meester 1960).

The smallest animals trapped weighed 10—15 g which is assumed to be the weight at the time of weaning. Other records of weanling weights are 11.7 g (Meester 1960) and 13 g (Johnston and Oliff 1954) for laboratory populations, and 10—20 g (Dieterlen 1967) and 20—25 g (Brambell and Davis 1941) for wild populations in Zaire and Sierra Leone.

The growth in weight of immature animals could be followed quite accurately because the recruitment of young was confined to short periods. Their growth during the periods June — September 1967 and November 1965 — March 1966 was approximately linear. Linear regression analysis revealed that males grew significantly faster than females, and the growth of both sexes during June — September was significantly faster than during the November — March period.

Both sexes weighted approximately 35 g at puberty which is less than the recorded weights of 39—45 g reported by Brambell and Davis (1941), Chapman et al. (1959), Davis (1963), Dieterlen (1967), Oliff (1953), and Pirlot (1957). There was a seasonal fluctuation of adult body weights which was most pronounced for the females. The weights increased during the rains and decreased by approximately 25 per cent during the dry seasons. The weight change is probably related to the seasonal cycle in body fat content (Field 1975). A similar seasonal fluctuation of adult body weight has been recorded in Zambia (Sheppe 1973).

## Litter size

The mean number of implanted (i. e. live and resorbing) and live embryos of 41 pregnancies were 12.6 ± 0.21 (range 7—19) and 12.1 ± 0.26 (range 6—19) respectively. Other records of the mean number of embryos in *Praomys natalensis* are 9.8 (Dieterlen 1967) and 4.6 (Rahm 1970) in eastern Zaire, 13.4 in northern Tanzania (Reichstein 1967) and 11.2 (Chapman et al. 1959) in southern Tanzania, 11.0 in Malawi (Hanney 1965), 11.0 ± 0.46 in Zambia (Sheppe 1973), 10.0 in Botswana (Smithers 1971), and 9.5 in South Africa (Coetzee 1965). The mean number of embryos in *Praomys erythroleucus* in Sierra Leone was 11.8 (Brambell and Davis 1941). Thus, litter size appears to be similar in both species, with a suggestion that it might be highest near the equator and reduced at higher latitudes. The exceptionally small litter size reported by Rahm (1970) may reflect a habitat difference because the population was living in forest which is not its usual habitat. Sheppe (1973) has also reported local variations in litter size in Zambia which may reflect habitat differences.

It is difficult to make detailed comparisons between different areas because of seasonal variation and the relationship of litter size to maternal characteristics. In this study the variation in litter size in relation to the clean body weight of the mother and the month collected was analyzed by two-way analysis of variance. There was a significant ($P < 0.05$) decline in litter size as the breeding season progressed, but the consistently small increase in litter size with increased maternal weight was not statistically significant ($P > 0.25$). COETZEE (1965) and SHEPPE (1973) also report a marked seasonal variation in litter size, which was at a maximum towards the end, rather than at the beginning, of the breeding season. The number of ova ovulated and the number of embryos have been reported to be positively correlated with the maternal body weight (BRAMBELL and DAVIS 1941; HANNEY 1965), and OLIFF (1953) has shown a relationship between litter size and maternal age in a laboratory population.

## Age structure

The monthly changes in age structure of the Crater Track population (Fig. 2) were consisistent with the pattern of breeding already described. The failure to catch animals in age class I in July 1965 and January 1966 suggests that individuals born at the end of both breeding seasons in 1965 were not succesfully weaned. The

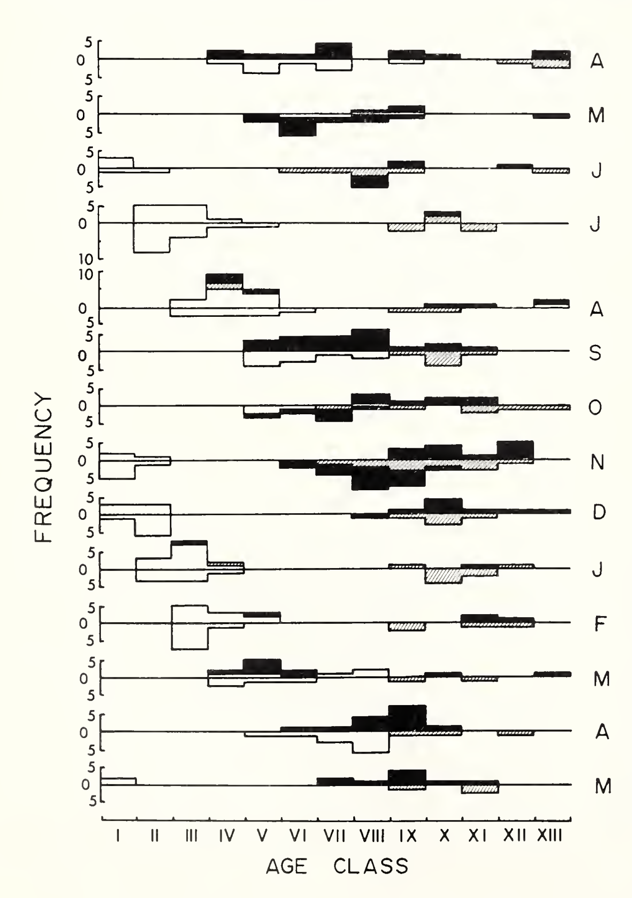



*Fig. 2.* Monthly age structure of *Praomys (Mastomys) natalensis.* Males are above each line and females below. Open blocks represent males with sperm rating 0 or nonparous and non-pregnant females; cross hatched blocks represents males with sperm rating 1/2 or parous nonpregnant females; and solid blocks represent males with sperm rating 1 or pregnant females

greatest mortality of young probably occurred before or soon after weaning because the breeding data indicated that the population should increase 7–8 times after each breeding season even if all the adults died, but the catch per unit effort only indicated about a twofold increase. The young did not start to reproduce until the breeding period following that of their birth. The males started to mature two months after being weaned, and most had matured three to four months after weaning. The females reached puberty approximately one month after the males. The main periods of adult mortality were soon after the breeding seasons when the population was largely replaced by juveniles. Similar observations have been made by COETZEE (1965) in the Transvaal and SHEPPE (1973) in Zambia.

## Discussion and conclusions

### Breeding season

The location of this study was such that the effects of photoperiod and temperature on reproductive activity could be eliminated because they were virtually constant throughout the year. The lengths of the breeding seasons were directly related to the duration of the rains. This relationship is most clearly demonstrated by comparing the breeding activity in the two years of study during April, May, and June. Breeding continued until mid-June in 1965, but had ceased by mid-May 1966 apparently in response to the early onset of the dry season. A similar reduction in the length of the breeding season was also noted for *Lemniscomys striatus* and *Mus triton* (DELANY and NEAL 1969). FIELD (1975) studied the same Crater Track population in a year when the rains were advanced by one or two months. The rains began in January or February and although some breeding activity was inferred in February and March, presumably by some of the few remaining adults in the population, the main breeding period began at the usual time in April. Thus, there would appear to be certain constraints on the flexibility of the breeding response to changes in rainfall patterns. If the rains continue longer than usual it is probably that the breeding season would be similarly extended, but if the rains begin earlier than usual the breeding season may not be advanced as anticipated because the majority of the population consists of juveniles which may be unable to accelerate their prepubertal development.

The patterns of reproductive activity reported by the more detailed studies on multimammate rats are summarized in Fig. 3. In addition, pregnant *Praomys (Mastomys) erythroleucus* were collected in October, November, and December in Cameroun (SANDERSON 1940) where the rainfall pattern is similar to that shown for Sierra Leone (Fig. 3); the breeding and rainfall patterns in Botswana (SMITHERS 1971) were similar to those shown for Zambia (Fig. 3); and breeding appeared to be confined to the end of the rains and beginning of the dry season in Meru National Park, Kenya (NEAL, unpublished data). These studies indicate that the relationship of breeding activity to rainfall is variable. For example, the breeding season began before the onset of the rains in Zambia (SHEPPE 1972, 1973), but only began well after the onset of rains in Malawi (HANNEY 1965) and Uganda. These differences suggest that breeding activity is influenced by a complex of environmental factors rather than simply the direct and/or indirect effects af rainfall.

The environmental factors responsible for the initiation of breeding in multimammate rats remain to be elucidated. It appears most likely that their reproductive rhythm is regulated by a complex of environmental factors which vary according

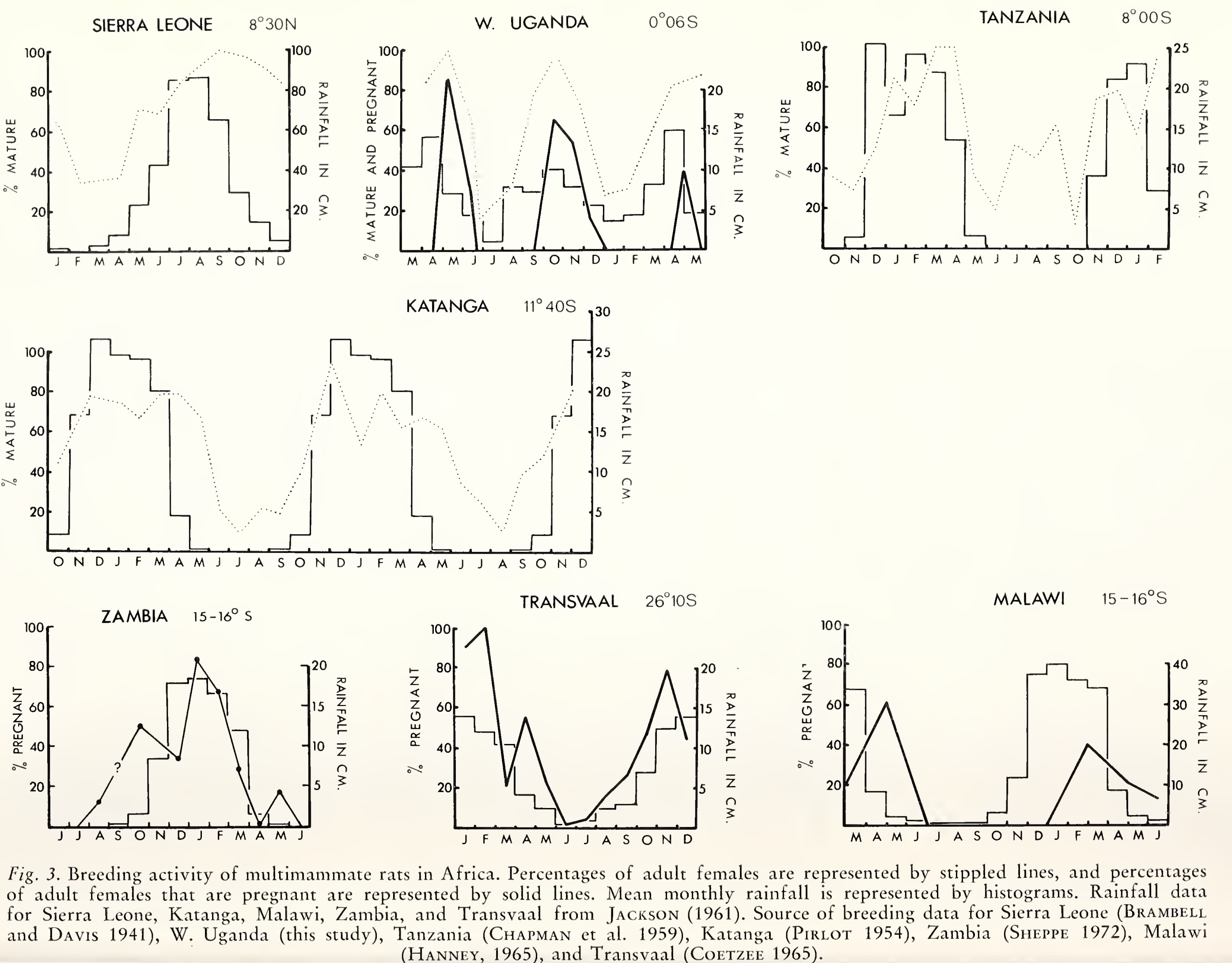



*Fig. 3.* Breeding activity of multimammate rats in Africa. Percentages of adult females are represented by stippled lines, and percentages of adult females that are pregnant are represented by solid lines. Mean monthly rainfall is represented by histograms. Rainfall data for Sierra Leone, Katanga, Malawi, Zambia, and Transvaal from Jackson (1961). Source of breeding data for Sierra Leone (Brambell and Davis 1941), W. Uganda (this study), Tanzania (Chapman et al. 1959), Katanga (Pirlot 1954), Zambia (Sheppe 1972), Malawi (Hanney, 1965), and Transvaal (Coetzee 1965).

to the locality, as suggested by MILLAR and GLOVER (1973) for the African rock hyrax. The direct and indirect (i. e. nutritional factors) effects of rainfall are the most likely proximate cause of the breeding season in the location of the present study. At other locations near the equator the pattern of reproduction might also be influenced by temperature. However, at higher latitudes the primary proximate cause may well be photoperiod with rainfall and temperature exerting a modifying influence.

The timing of the breeding season during the rains and early dry season is adaptive in at least three ways. Most of the young are born when food is abundant and nutritious (FIELD 1975) and when problems of water stress are slight, and breeding is at a minimum when the probability of savanna fires is greatest.

## Demographic pattern

*Mastomys* has a particularly large litter size even for a murid rodent (DELANY 1972), and appears to have a short life expectancy. The mean life expectancy of the western Uganda population is particularly short because there is an almost complete turnover of the population twice yearly, whereas in most areas of Africa this turnover occurs annually. The high reproductive potential and low life expectancy is characteristic of an r-selected species and is a typical demographic pattern for a murid rodent (FRENCH et al. 1975). This strategy of population success has implication for the artificial control of this pest species. "For those dependent upon rapid rate of increase, control effort should be applied in a manner to effect productivity of the population, such as eliminating nest sites, modification of the sex ratio, or reducing fertility of the species. Effort devoted to altering the survival rate of the species, such as trapping or poisoning, would be expected to be less fruitful." (FRENCH et al. 1975).

### Acknowledgements

Dr. M. J. DELANY gave help, advice, and encouragement during all stages of this work. The field research was carried out at the Nuffield Unit of Tropical Animal Ecology in the Ruwenzori National Park. I am grateful to the Director of the Unit, Dr. R. M. LAWS, for his knowledgeable guidance and to the Trustees of the Uganda National Park for their cooperation. Mr. JACKSON OGIKI helped considerably with the field work. The work was financed by grants from the National Environmental Research Council and the University of Southampton.

### Summary

A total of 428 *Praomys (Mastomys) natalensis* were collected over a 14 month period in the Ruwenzori National Park, Uganda, to study the breeding biology and demographic pattern of the population.

There were two breeding seasons each year which appeared to be related to the bimodal pattern of rainfall.

During the dry seasons the females were in anoestrus, and there was a regression of the testes and vesiculae seminales of adult males.

Immature males grew faster and matured at an earlier date than females, and the body growth of immature animals was different during the two dry seasons.

The mean number of embryos was 12.6, and the litter size declined throughout the breeding season.

Age structure studies indicated that young born at the end of the breeding periods were not successfully weaned, and the main periods of adult mortality were immediately following the breeding seasons when the population was largely replaced by juveniles.

## Zusammenfassung

*Fortpflanzung der multimammaten Ratte, Praomys (Mastomys) natalensis (Smith) in Uganda*

Insgesamt 428 *Praomys (Mastomys) natalensis* wurden 14 Monate lang im Ruwenzori National Park, Uganda, gesammelt, um die Fortpflanzungsbiologie und die demographischen Verhältnisse des Rattenbestandes zu studieren.

Es ließen sich zwei Fortpflanzungsperioden pro Jahr feststellen, die in Bezug zum bimodalen Charakter des Niederschlags zu stehen schienen.

Während der Trockenperiode waren die Weibchen unfruchtbar, und es zeigte sich eine Zurückbildung der Hoden und Vesiculae seminalis bei ausgewachsenen Männchen.

Noch nicht voll entwickelte Männchen wuchsen schneller und entwickelten sich zu einem früheren Zeitpunkt als die Weibchen, und das Körperwachstum der unentwickelten Tiere verhielt sich unterschiedlich während der zwei Trockenperioden.

Die Durchschnittsanzahl der Embryonen belief sich auf 12.6, und die Wurfstärke ging während der Fortpflanzungsperiode zurück.

Altersstrukturstudien zeigen, daß Neugeborene am Ende der Fortpflanzungsperiode nicht erfolgreich entwöhnt waren, und die Periode mit der höchsten Sterblichkeitsrate der Erwachsenen sogleich nach den Fortpflanzungsperioden folgte, wenn der Rattenbestand weitgehend durch junge Ratten aufgefüllt wurde.


## References


Brambell, F. W. R.; Davis, D. H. S. (1941): Reproduction of the multimammate mouse *(Mastomys erythroleucus* Temm.) of Sierra Leone. Proc. zool. Soc. Lond. **111** B, 1—11.

Chapman, B. M.; Chapman, R. F.; Robertson, I. A. D. (1959): The growth and breeding of the multimammate rat *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) in Tanganyika Territory. Proc. zool. Soc. Lond. **133**, 1—9.

Coetzee, C. G. (1965): The breeding season of the multimammate mouse *Praomys (Mastomys) natalensis* (A. Smith) in the transvaal Highveld. Zool. Afr. **1**, 29—39.

Davis, D. H. S. (1963): Wild rodents as laboratory animals and their contribution to medical research in South Africa. S. Afr. J. med. Sci. **28**, 53—69.

Delany, M. J. (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. Mammal Review **2**, 1—42.

— (1975): The rodents of Uganda. London: Brit. Mus. Natural Hist.

— Neal, B. R. (1969): Breeding seasons in rodents in Uganda. J. Soc. Reprod. Fert. (Suppl.) **6**, 229—236.

Dieterlen, F. (1967): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). Z. Säugetierkunde **32**, 1—44.

Field, A. C. (1975): Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. E. Afr. Wildl. J. **13**, 221—235.

French, N. R.; Stoddart, D. M.; Bobek, B. (1975): Patterns of demography in small mammal populations. In: Golley, F. B.; Petrusewicz, K.; Ryszkowski, L. (Eds.), Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press: Cambridge.

Hanney, P. (1965): The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland). J. Zool., Lond. **146**, 577—633.

Jackson, S. P. (1961): Climatological Atlas of Africa. Pretoria: Government Printer.

Johnston, H. L.; Oliff, W. D. (1954): The oestrous cycle of female *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) as observed in the laboratory. Proc. zool. Soc. Lond. **124**, 605—613.

Kingdon, J. (1974): East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II, part B. Hares and Rodents. London: Academic Press.

McCallum, D.; Hanna, L. W. (1969): Climate. In: Atlas of Uganda. Entebbe: Dept. of Lands and Surveys.

Matthey, R. (1966): Cytogenetique et taxonomie des rats appartenant au sous-genre *Mastomys* Thomas (Rodentia-Muridae). Mammalia **30**, 105—119.

— (1973): The chromosome formulae of Eutherian Mammals. In: Chiarelli A. B.; Capanna, E. (Eds.), Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution. London: Academic Press.

Meester, J. (1960): Early post-natal development of multi-mammate mice *Rattus (Mastomys) natalensis* (A. Smith). Ann. Transv. Mus. **24**, 35—52.

Millar, R. P.; Glover, T. D. (1973): Regulation of seasonal sexual activity in an ascrotal mammal, the rock hyrax, *Procavia capensis*. J. Soc. Reprod. Fert. (Suppl.) **19**, 203—220.

Neal, B. R. (1968): The ecology of small rodents in the grassland community of the Queen Elizabeth National Park, Uganda. Ph. D. thesis, Univ. Southampton.

Neal, B. R. (1970): The habitat distribution and activity of a rodent population in Western Uganda, with particular reference to the effects of burning. Revue Zool. Bot. afr. **81**, 29—50.
Oliff, W. D. (1953): The mortality, fecundity and intrinsic rate of natural increase of the multimammate mouse *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) in the laboratory. J. Anim. Ecol. **22**, 217—226.
Pirlot, P. L. (1954): Pourcentages de jeunes et périodes de reproduction chez quelques Rongeurs de Congo belge. Annls. Mus. r. Congo belge Sér. 4to Zoologie **1**, 41—46.
— (1957): Croissance et maturité sexuelle chez *Mastomys coucha* Smith. Mammalia **21**, 385—395.
Rahm, U. (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. Revue suisse Zool. 77, 635—646.
Reichstein, H. (1967): Populationsstudien an steppenbewohnenden Nagetieren Ostafrikas. Z. Säugetierkunde **32**, 309—313.
Sanderson, I. T. (1940): The mammals of the North Cameroons Forest Area being the results of the Percy Sladen Expedition to the Mamfe Division of the British Cameroons. Trans. zool. Soc. Lond. **24**, 623—725.
Sheppe, W. A. C. (1972): The annual cycle of small mammals populations on a Zambian flood plain. J. Mammal. **53**, 445—460.
— (1973): Note on Zambia Rodents and Shrews. The Puku **7**, 167—190.
Smithers, R. H. N. (1971): The mammals of Botswana. Salisbury: Nat. Mus. Rhodesia.

*Author's address:* Dr. B. R. Neal, Department of Biology, University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada

# Rhythmic pigmentation in Porcupine quills

By G. H. Findlay

*Department of Dermatology, University of Pretoria and Photobiology Research Unit, Medical Research Council, South Africa*

*Receipt of Ms. 5. 7. 1976*

## Introduction

Porcupines show a striking alternation between black and white regions down the length of their quills. Such quills, which represent modified hairs, are far easier to examine than similarly banded hair from other mammalian sources, and they invite a study of pigment patterning which could be relevant for pigment function generally.

The purpose of this investigation was to establish the main features in the pattern of quill pigmentation, and hence the steps required in generating patterns of this type. Sets of loose quills from 3 porcupines and quill-covered skins from 5 other specimens were available, all belonging to *Hystrix africaeaustralis*.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 231—239

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Observations

### Transition and growth phenomena

Quills are carried on the hinder portion of the porcupine body. At the border of this site the hairs could be traced through intermediate steps to small sized quills (Fig. 1). In this transition, the flattened hair shaft becomes fuller and more thickened, the thread-like portion at the tip becomes taken up in the enlargement, while the pigment withdraws from the hair base to from a miniature black-and-white defence quill. With increasing length, the series extends up to the proper defence quill, while still displaying the same simple black-and-white colour pattern.

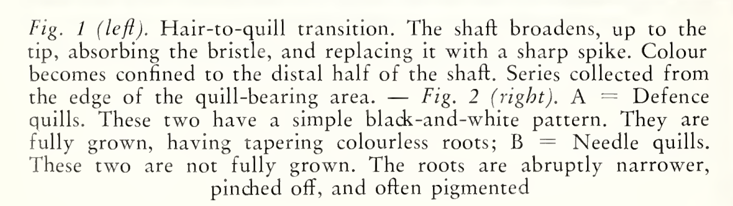


*Fig. 1 (left).* Hair-to-quill transition. The shaft broadens, up to the tip, absorbing the bristle, and replacing it with a sharp spike. Colour becomes confined to the distal half of the shaft. Series collected from the edge of the quill-bearing area. — *Fig. 2 (right).* A = Defence quills. These two have a simple black-and-white pattern. They are fully grown, having tapering colourless roots; B = Needle quills. These two are not fully grown. The roots are abruptly narrower, pinched off, and often pigmented

The common type of defence quill was short and rigid, with a gradually tapering, glossy distal spike and a dangerously sharp tip (Fig. 2A). The stabbing end of these quills was often bayonet-like, with sharp lateral ridges and a keel-like third edge. The root of the fully developed quill was smoothly tapering, with a dull conical cap and a blunter point. In studying quill length, incompletely grown quills were necessarily excluded. The important differences in root structure which distinguish fully grown quills and growing quills are illustrated by comparing figs. 2A with 2B. The growing quill root (Fig. 2B) shows an abrupt, pinched-off appearance, compared with the smoothly tapering point of one whose growth is complete (Fig. 2A).

### Colour arrangement in the simple defence quill

Among 195 defence quills with a mean length of 134,96 mm (SD 26,51), the distal black portion was 61,33 mm mean length (SD 14,72). The black section therefore comprised almost half the total quill length on the average. To decide if the black region owed its colour to same „quantum“ of pigment per quill regardless of the individual quill length, the length of the black section was plotted against total quill length grouped according to a series of size ranges (Fig. 3). Here it is seen that the black length is a function of quill length, the bigger quills generally having a rather longer pigment portion than the smaller ones. Some supplementary measurements on perfect quill specimens showed that the colour change occurred near the widest part of the quill. These findings showed that the amount and change of colour was related to the growth of the individual quill, both in length and breadth, and was not a feature imposed on all quills from some source outside the growing quill roots.

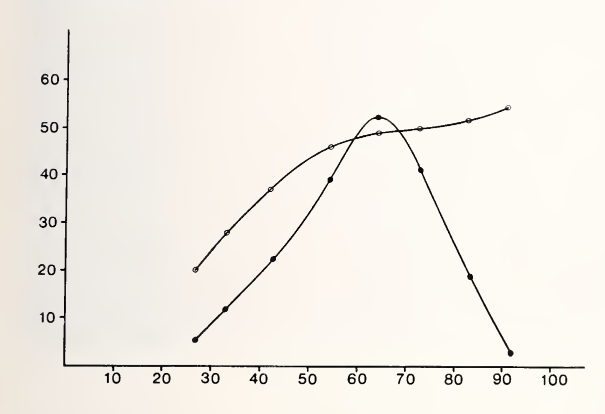



*Fig. 3.* Graphs to show that the shorter defence quills have relatively less pigments than the longer. 192 black-and-white defence quills were grouped in 10 mm lengths of the black portion (horizontal axis) against numbers in the group (vertical axis), giving a bellshaped curve. The same lengths plotted against percentage of the total length (vertical axis) gives a sigmoid curve, with a 50:50 relationship near the mean

### Banding and quill length in the defence quill

298 defence-type quills were grouped according to numbers of white sections compared with total length. Table 1 shows that the bands increase in number with quill length, but that the relationship is not linear.

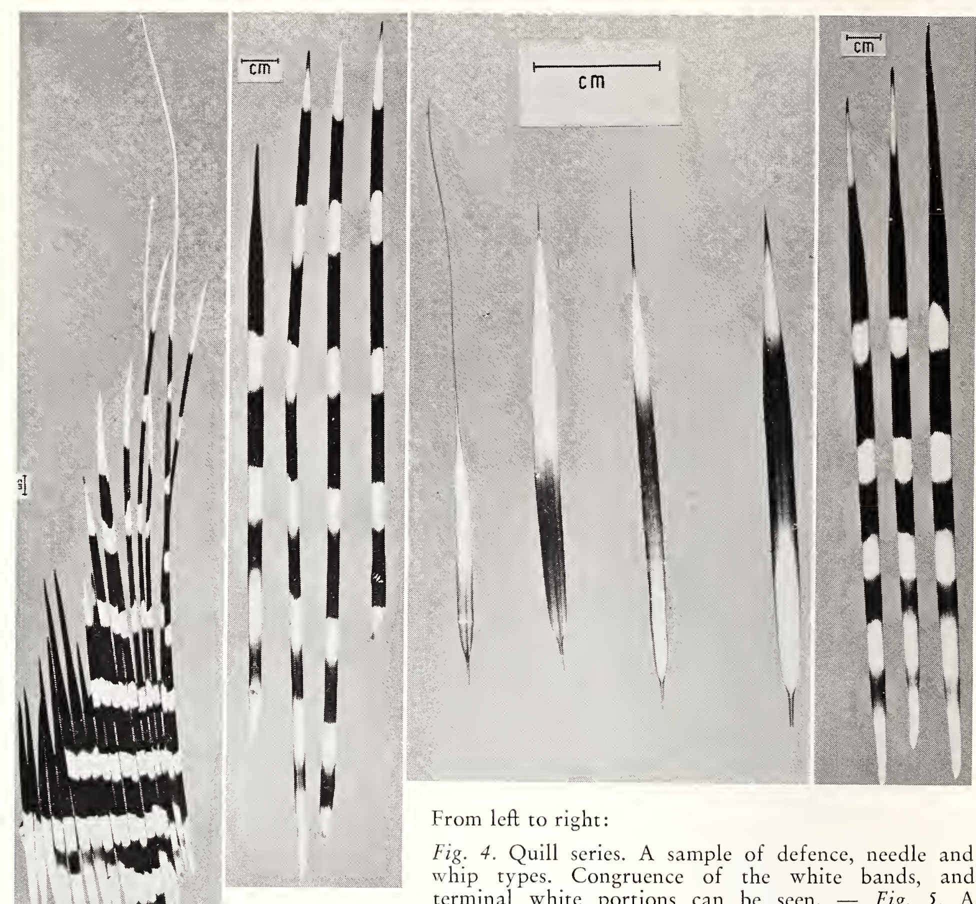
*Table 1*

**To show that length of quill is related to numbers of white bands**

| No. of white sections | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Average quill length (mm) range | 90—180 | 193 | 230 | 257 | (insufficient) | 280 |

### Other quill types

In the quill-bearing area one may identify 3 principal types of long quill, each of increasing final length. Existing terminology (Mohr 1965) refers to the quill types according to their stiffness or wobbliness on the stem and the presence of a brush-like tip. Here we amplify the distinctions, but note the correspondence between defence or bayonet-type quills which Mohr (1965) calls „quills“, needle-like pliable quills called "spines" and whiplike quills called "bristles" in her text. Besides the




From left to right:

*Fig. 4.* Quill series. A sample of defence, needle and whip types. Congruence of the white bands, and terminal white portions can be seen. — *Fig. 5.* A follicle group. All the roots originally lay at the same level. The 4 quills are displaced to show band congruence. In this position the roots do not lie together. — *Fig. 6.* Colour variation in the Terminal portion of hairs. — *Fig. 7.* Congruent rhythmic pigmentation: Systematic shortening of black and lengthening of white towards the root. Pigment lightens to the root. Note also the conformity of fine detail in the switch-off and switch-on zones respectively down the same quill

shorter defence type, there were the needle and the whip types. The needle type (Fig. 2B, Fig. 4, Fig. 5) is less dangerous, resembling more a knitting-needle than a bayonet. Its distal end comprises only a short conical segment, which soon passes into a longer, thin, cylindrical, body portion which is pliable, in contrast with the more fusiform, stumpy, rigid body with long distal spike in the defence quill. The whip type (Fig. 4) realises, on the largest possible scale, certain features also seen in the soft hairs elsewhere on the skin (Fig. 6). There is an extended distal whiplike portion, expanding slightly on to a thin body, making in the longest of the 3 quill types. Occasional transitional quills could be fitted in between these 3 groups, in respect of length and morphology, but otherwise the typing was quite distinctive.

The smaller quills, secondary hairs, white quills and rattle quills, not being able to contribute to the pigment study, do not figure here.

### Rhythmic interrelationships between banding phenomena in quills

Arising from the preliminary observations just described, a number of remarkably consistent "rules" of pigment patterning came to be recognised in the quills. These will first be briefly enunciated and then elaborated.

1. Black bands shorten and white bands lengthen along the shaft towards the quill root.
2. The distal spiny part of the hair or quill behaves as if under separate pigmentary control from the shaft.
3. There is a fairly close correspondence in length of the successive black and white segments of the quill bodies independently of the length or morphological type of the quill concerned.
4. The "switching-off" of pigmentation (the black-to-white transition) is an abrupt and precise event in the earlier part of quill growth, but loses is sharpness eventually. "Switching-on" (white-to-black transition) is of another character, being relatively damped, dissociated from the above, and not a mere reversal of the switching-off process.
5. The stages of pattern formation in quills from the same follicle groups are independent of each other.
6. Pigment production declines before the quill is fully grown out.
7. Radial dislocation occurs with pigment switching.

#### *1. Systematic changes in band length*

In figs. 2, 4, 5 and 7 one can easily notice the declining lengths of the black bands towards the base of the quill. This is the rule throughout the shaft of the quill, i. e. that portion lying proximal to the conical spike (see 2 below). Several zoologists who had worked with porcupines expressed surprise when this feature, so obvious when once noted, was first pointed out. Associated with the shortening of the black sections is a far less obvious lengthening of the white sections, best demonstrated by measurements (Figs. 4, 5, 7 and 8).

#### *2. Pigmentary independence of the tip region*

The dominant colour of the porcupine pelage is black, and the quills and hair are generally pigmented at the free end (Fig. 1). It became obvious however, that in certain regions of the skin, regardless of the type and length of hair or quill, the distal part showed, as a variation, a white portion (Figs. 2, 5, 6 and 7), sometimes with a dash of pigment at the tip. Where these pigmentary differences occurred on quills long enough also to show rhythmic banding down the shaft, there was no congruence between the pigmentary rhythm of the shaft (see below) and that of the tip. This phenomenon of terminal and subterminal banding of the hair, traditionally known as "agouti" type banding, was therefore distinctly separable from the rhythmic banding of the shaft. The latter type of banding was only seen in the shaft of longer quills, while the "agouti" colour change could affect all sizes and shapes of hair or quill.

#### *3. Inter-quill congruence of banding*

By the simple procedure of aligning loose quills beside one another, certain properties of the banding phenomena became evident. In the simplest case, a series of 55 quills having only one white band, the average length of the band was 16 mm (S. D. 2,2) — a degree of conformity between them which was far closer than that of total length

for instance. The next step was to take sets of quills with equal numbers of black and white bands and do the same. Again, within each quill set (e. g. Fig. 7), the black and white bands of separate quills could be brought into close alignment with one another. This finding was surprising in view of the systematic changes in band length which were always to be seen. In such sets a similar trend was evident as had been noted earlier, viz. the longer quills had relatively longer, and the shorter quills relatively shorter black bands, but insufficient to disrupt the mutual conformity. Following from congruence of band length in quill sets with the same number of bands, a similar type of cross-classification was attempted between the sets with differing numbers of bands.

For the last-named purpose, 120 quills from one source were visually aligned, and it was found that, from the short bayonet-type through the longer needle up to the longest whip type of quill, a degree of correspondence of black and white pattern length could be obtained in the series which lent itself to mathematical presentation. Fig. 4 illustrates an abridged series of this type, the full details of wich appear in Table 2. The procedure commenced with the identification of a white band flanked by

*Table 2*

**Congruent band lengths in 120 quills**

| White Series | Black Series |
|---|---|
| 11,48 (1,67) | 36,75 (8,38) |
| 12,22 (1,54) | 33,11 (5,84) |
| 12,57 (1,26) | 29,02 (3,87) |
| 12,30 (1,4) | 24,38 (2,61) |
| 12,65 (1,36) | 19,38 (4,22) |
| 14,95 (1,96) | 12,97 (3,71) |
| 15,33 (2,29) | 11,22 (2,85) |
| 16,00 (1,54) | 10,78 (2,32) |
| 16,48 | |

From top to bottom reads tip to root; mean lengths in mm; standard deviations in brackets.

two black sections of congruent sizes in a defence quill. One step downward led to the plain black and white quill which was identical except that it lacked the proximal black band. With the increase in length of quills, the longer segments of black-plus-white were added above and the shorter black-plus-white segments below this initially established unit. It was by applying this method of congruent addition that the principle, indicated in section (2) above, became evident. In other words, a stepwise addition to the conforming rhythmic band patterns were to be found only in the roughly cylindrical "body" portion of the quill and not in the tapering spike portion. As the quills lengthened, most of the band additions were distal, and a few proximal, as seen in Fig. 4, without there being any obvious regularity by which this occurred.

*4. Pigment "switching"*

As one moves towards the quill root along the alternating black and white bands, the black-to-white "switch off" of pigmentation usually shows a sharp jagged transition (Figs. 7 and 8), and this line of transition moves around the quill with a rather wide up-and-down excursion as one traces it round the circumference. Where the




*Fig. 8.* Comparison of white bands down same quill. The quill is sawn up and the differences between switch-off (distal) and switch-on (proximal) pigment zones can be seen. There is some rotatory displacement of the fine structure

"switch-on" occurs, the transition is more gradual and fluffy, and the up-and-down excursion of the junction zone as one turns the quill round is conspicuously smaller. "Switch-off" zones (see Figs. 5, 7 and 8) sometimes showed a repetition of the jagged excursion pattern at two or more homologous zones down the quill. Similarly, the "switch-on" zones tended to have a similar family resemblance as regards their up and down fluctation at successive points down the same quill.

*5. Pattern production within the same follicle group*

Several sets of banded quills belonging to the same follicle group, but differing among each other in age and stage of development, were removed and compared in order to determine the relationships between their rhythmic banding patterns. Fig. 5 shows four such quills from a single follicle group, ensuring thereby that the roots stood at the same level and in a closely united environment. From the illustration it can be seen that the banding patterns were shiftet into congruence without difficulty, but in doing so the four roots were displaced so as to lie at differing positions. From this simple observation it could be concluded that the quill patterning was not governed by a shared rhythm in the follicle group, nor by a communal rhythmic signal given out from some remoter source in the animal body. Pigment band production was therefore a regular phenomenon whose behaviour was linked to the stage of growth of the individual quill in question only.

*6. Final lack of switching and pigment decline*

Approaching the root of a quill, two phenomena, both suggesting an exhaustion process, could frequently be seen to occur. Firstly the pigment becomes lighter (brown to grey) and secondly the final switching off is incomplete or ineffective. As a result of the switch failure the pigment trails away in a faint "smoke" down towards the root.

*7. Radial displacements in the pigment-forming process*

A quill grows without any apparent torsion, as can be demonstrated by the parallel arrangement of the radially placed longitudinal laminae of the inner cortex, which impart an obvious striated appearance to the smooth surface (Figs. 7 and 8). The pigmentation of these laminae, seen end-on, produces the thin dark streaks seen in the photographs. Since these laminae can be followed continously down the quill shafts, it can be readily verified in suitable specimens that the fine nuances in verti-

cal fluctuation of the pigmentary switching lines as described in (4) above, may be slightly displaced radially, in a clockwise or anti-clockwise direction, round the shaft, as judged by their fluctuations measured on the longitudinal laminae. A radial displacement of the curve by the breadth of one or two such columns was not unusual. No certain conclusions could be drawn from this phenomenon, but one could suggest that the set of melanocytes supplying the growing quill became completely detached from the keratinocytes during the switch-off period and re-attached themselves with some slight radial displacement of the set as a whole.

## Conclusions

The shafts of banded porcupine quills studied here showed a series of rhythmic alternations in coulour which possessed some hitherto undescribed properties. There were obviously two quite distinct colour phases along the quill and the changes from one to the other were sharp. These changes exhibited the phenomenon of hysteresis: there was an increasing delay in the return from the unpigmented to the pigmented area and an even more marked shortening of the period of pigmentproduction in the course of time. In the main range of the dual colour, no intermediate state was seen between black and white. And finally, disturbances in the tip region or exhaustion phenomena towards the root region were responsible for local departures from these findings which were valid throughout the shaft area of the quills.

These pigmentary phenomena followed a consistent course which was independent of the length or type of quill, its position on the body surface or its stage of growth. Thus one may conclude that the rhythmicity must reside entirely in the pigment producing process itself, i. e. in the intrinsic behaviour of the set of melanocytes supplying the individually growing quill. To some extent the melanocyte function is regulated by the type and scope of growth in the individual quill, but any such modification of the intrinsic rhythm never dominates the process.

Quite predictably, these considerations must bear upon phenomena taking place at a celluar level. A process of progressive melanocyte "fatigue" is perhaps the most obvious conclusion to be drawn: this is seen in the gradual failure of pigment production by the colour becoming paler, the duration of pigment production becoming shorter with its final collapse before the quill has fully grown out. Conversely, the "resting" phase of the melanoctes, i. e. the white bands, between the episodes of pigment production becomes longer, and the pigment switching from "on" to "off" sometimes becomes conspicuously inefficient.

From the shapes produced at the zones of colour junction, it appeared that the "switch off" and "switch on" processes were, as might be anticipated, different in type. The fine detail of the "swich off" junction line was sometimes clearly replicated at corresponding points down the same quill shaft. Such features might mean that the propagation of the "switch off" signal occurring between the cells of the melanocyte population at the quill root showed minor though regular imperfections in synchronisation. The „switch on“ was different in pattern and clearly less subject to such regular imperfections.

It follows that the set of melanocytes which supplies a quill root acts as a functionally autonomous rhythmic unit with its conspicuously bimodal behaviour (activity in producing pigment; inactivity in producing none). The details of such discontinuous patterns fall into the mathematical class of "cusp catastrophes", as may be seen in many biological rhythms, for example the heart beat, nerve impulses, and in shifts between other mutually incompatible patterns of behaviour which possess "all-or none" features (Zeeman, 1972, 1976).

It may be relevant to note that in the sphere of pathology of the human skin surface a parallel situation may arise. These features have been described as 1. a breakdown in synergism between melanocytes in the epidermis, 2. a stepwise gradation of pigmentary increase or decline 3. the development of melanocyte races with differing capacities for supply and spread in epidermal pigmentation (FINDLAY 1962; FINDLAY and WHITING 1971).


## Summary

The quills of the South African porcupines. *Hystrix africaeaustralis,* were studied to elucidate the control of the banded colour pattern seen on the quill shafts. The banding evidently resided in the autonomous rhythmic behaviour of the set of melanocytes belonging to each individual quill. Evidence for group control or central control of pigment production was entirely lacking. Pigment supply was influenced by the presumptive length of the quill, but tended to show fatigue before the quills were fully grown. Behaviour of the pigment forming process conforms to the pattern of a "cusp catastrophe", in which a function with two sharply separated phases are connected by switching points that vary in their relationships according to the growth stage reached.

## Zusammenfassung

*Rhythmische Pigmentierung der Stacheln von Stachelschweinen*

Es wurden die Stacheln des südafrikanischen Stachelschweines, *Hystrix africaeaustralis,* untersucht, um zu klären wie die ringförmige Farberscheinung im Schaft des Stachels entsteht. Offenbar wird die Streifung durch ein autonomes rhythmisches Verhalten einer Reihe von Melanozyten im einzelnen Stachel erzeugt. Es gab keinerlei Hinweise für eine gruppierte oder zentrale Kontrolle der Pigmenterzeugung. Die Versorgung mit Pigment wurde durch die Länge des Stachels beeinflußt, aber sie hatte die Tendenz erschöpft zu sein, bevor der Stachel ausgewachsen war. Die Verhaltensweise bei der Pigmenterzeugung ist gleich dem Modell der „Scheitelpunktkatastrophe". Zwei scharf getrennte Phasen werden verbunden durch Schaltpunkte, die in ihrem Verhältnis variieren je nach der Wachstumsphase, die erreicht ist.


## References


FINDLAY, G. H. (1962): On giant dendritic freckles and melanocyte reactions in the skin of the albino Bantu. S. Afr. J. Lab. Clin. Med. **8**, 68—72.

FINDLAY, G. H.; WHITING, D. A. (1971): Universal dyschromatosis. Brit. J. Dermatol. **85**, supp. 7, 66—70.

MOHR, E. (1965): Altweltliche Stachelschweine. P. 9. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.

ZEEMAN, E. C. (1972): Differential Equations for the heartbeat and nerve impulse. In C. H. WADDINGTON (Ed.): Towards a Theoretical Biology. Vol. 4, 8—67. Edinburgh: Edinburgh University Press.

— (1976): Catastrophe theory. Sci. Amer. **234**, 65—83.


*Author's address:* Prof. Dr. G. H. FINDLAY, Medical School, Pretoria University, Pretoria, South Africa

# Über die postnatale Hirnentwicklung beim Farmnerz *Mustela vison* f. dom. (Mustelidae; Mammalia)[1]

Von D. Kruska

*Aus dem Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover*
*Direktor: Prof. Dr. M. Röhrs*

*Eingang des Ms. 16. 11. 1976*

## Einleitung

Im allgemeinen haben hoch cerebralisierte Säugetiere zum Zeitpunkt der Geburt weiter entwickelte Gehirne als solche auf einem niederen Cerebralisationsniveau. Diese Beziehungen zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Hirnentfaltung sind von Portmann (1962) als Präzedenz-Regel formuliert. Arten mit vergleichsweise gering entwickelten neonaten Gehirnen werden in der Gruppe der Nesthocker zusammengefaßt. Diesen stehen die Nestflüchter gegenüber (Starck 1975). Ein orientierendes Maß zur Bewertung des Ontogenesetypus am Gehirn stellt die Vermehrungszahl dar. Sie ist derjenige Faktor, welcher mit dem neonaten Hirngewicht einer Art multipliziert das Adulthirngewicht ergibt. Nestflüchter sind durch Vermehrungszahlen unter 5, Nesthocker durch solche über 5 gekennzeichnet. Nur in wenigen Ausnahmen wird in der Gruppe der Nesthocker die Zahl 12 überschritten (Mangold-Wirz 1966; Portmann 1962).

Extreme Nesthocker unter den Carnivoren sind die Ursiden. Die Vermehrungszahlen der Gehirne sind bei verschiedenen Arten dieser Familie zwischen 38 und 58 ungewöhnlich hoch. Dementsprechend offenbart die Gestalt neonater Bärengehirne einen außergewöhnlich geringen Entwicklungsgrad (Starck 1956). Das weitgehend embryonale Aussehen ist durch ein besonders kleines Cerebellum, dorsal sichtbares Tectum opticum und furchenlose Endhirnhemisphären zu charakterisieren. Dies galt bislang als eine große Ausnahme bei höheren Säugetieren, da neonate Gehirne von Caniden und Feliden deutlich weiter entwickelt sind. Demgegenüber soll nach Mangold-Wirz (1966) gerade für Ursiden eine außerordentlich hohe Cerebralisation noch über dem Niveau der übrigen Fissipedia gelten. Die Bären werden daher auch als Ausnahme der Präzedenz-Regel angesehen (Mangold-Wirz 1966; Portmann 1962). Entgegen der Annahme besonders hoher Hirnentfaltung zeigt Weidemann (1977), daß die arctoiden Raubtiere der Familien Ailuridae, Procyonidae und Ursidae, von einigen artlichen Unterschieden abgesehen, etwa gleichem Cerebralisationsniveau entsprechen. Die Größe adulter Bärengehirne und der Furchungsgrad der Hemisphären sind weitgehend durch die extreme Körpergröße bedingt. In Übereinstimmung mit den Befunden an den adulten Gehirnen konnte kürzlich für einen Vertreter der Procyonidae, *Procyon cancrivorus cancrivorus*, ein neonater Hirntyp von ähnlich embryonalem Aussehen wie bei Ursiden nachgewiesen werden (Kruska 1975). Damit ergibt sich für Ursiden und Procyoniden vorläufig folgender Kenntnisstand: Ähnlich gering entwickelte neonate Hirntypen stehen ähnlich hoch cerebrali-

[1] Vortrag auf der 50. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde am 8. 9. 1976 in Kiel.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 240—255

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

sierten adulten Organisationsformen gegenüber. Entweder stellen beide eine Ausnahme der Präzedenz-Regel dar, oder diese Regel bestätigt sich ebenfalls innerhalb der Stammgruppe der Arctoidea.

Unter solchen Gesichtspunkten sind als eine weitere Familie der arctoiden Raubtiere die Musteliden interessant. U. THIEDE (SCHUMACHER 1963; THIEDE 1966, 1973) konnte für einzelne Vertreter zum Teil recht unterschiedliche Cerebralisationsniveaus nachweisen. Hohe Grade der Hirnentfaltung gelten für wasserangepaßte und baumlebende Formen, die Mehrzahl der Musteliden zeigt hingegen geringe Cerebrali-

*Tabelle 1*

**Daten männlicher Farmnerze**

Alter = postnatale Tage; KG = Körpergewicht in g; HG = Hirngewicht in g

| Präp. Nr. | Alter | KG | HG |
|---|---|---|---|
| 2495/P | 0,5 | 9,59 | 0,3410 |
| 2519/P | 0,5 | 10,44 | 0,3680 |
| 2493/P | 0,5 | 11,05 | 0,3800 |
| 2497/P | 1,5 | 13,85 | 0,5205 |
| 2499/P | 3,5 | 18,26 | 0,5250 |
| 2517/P | 5,5 | 35,00 | 0,8535 |
| 2500/P | 6,0 | 15,62 | 0,6775 |
| 2503/P | 8,0 | 32,20 | 0,8055 |
| 2515/P | 8,5 | 35,84 | 1,08 |
| 2504/P | 11,0 | 45,92 | 1,28 |
| 2513/P | 13,5 | 73,24 | 1,80 |
| 2236/P | 17,0 | 135 | 5,32 |
| 2237/P | 25,0 | — | 5,29 |
| 2234/P | 29,0 | 164 | 6,14 |
| 2557/P | 54,5 | 560 | 11,25 |
| 2272/P | 63 | 883 | 11,52 |
| 2271/P | 67 | 614 | 11,21 |
| 2274/P | 70 | 967 | 13,13 |
| 2560/P | 96 | 1335 | 11,85 |
| 2610/P | 154 | 2070 | 11,81 |
| 2364/P | 222 | 2016 | 10,79 |
| 2369/P | 222 | 1548 | 9,86 |
| 2371/P | 222 | 1808 | 10,43 |
| 2372/P | 222 | 1951 | 10,22 |
| 2374/P | 222 | 1677 | 10,86 |
| 2375/P | 222 | 2018 | 10,96 |
| 2381/P | 222 | 2053 | 10,21 |
| 2403/P | 222 | 1930 | 11,07 |
| 2404/P | 222 | 1875 | 10,38 |
| 2407/P | 222 | 1701 | 10,85 |
| 2408/P | 222 | 1765 | 10,09 |
| 2410/P | 222 | 1678 | 10,32 |
| 2413/P | 222 | 1392 | 9,75 |
| 2423/P | 222 | 1739 | 9,45 |
| 2427/P | 222 | 1978 | 10,32 |
| 2431/P | 222 | 2321 | 10,48 |
| 2432/P | 222 | 2238 | 10,46 |
| 2433/P | 222 | 1894 | 9,59 |
| 2442/P | 222 | 1587 | 10,00 |
| 2443/P | 222 | 1819 | 10,30 |
| 2445/P | 222 | 2383 | 10,35 |
| 2446/P | 222 | 1710 | 10,39 |
| 2349/P | 586 | 1543 | 7,46 |
| 2366/P | 2022 | 1401 | 10,79 |

*Tabelle 2*

**Daten weiblicher Farmnerze**

Alter = postnatale Tage; KG = Körpergewicht in g; HG = Hirngewicht in g

| Präp. Nr. | Alter | KG | HG |
|---|---|---|---|
| 2494/P | 0,5 | 9,02 | 0,3235 |
| 2492/P | 0,5 | 10,47 | 0,3490 |
| 2496/P | 1,5 | 10,77 | 0,4535 |
| 2498/P | 3,5 | 15,35 | 0,4845 |
| 2518/P | 5,5 | 29,48 | 0,7845 |
| 2501/P | 6,0 | 14,75 | 0,6085 |
| 2502/P | 8,0 | 23,50 | 0,6995 |
| 2516/P | 8,5 | 31,08 | 0,9920 |
| 2505/P | 11,0 | 41,94 | 1,12 |
| 2514/P | 13,5 | 64,75 | 1,65 |
| 2233/P | 17,0 | 146 | 5,30 |
| 2238/P | 25,0 | 140 | 4,70 |
| 2235/P | 29,0 | 135 | 5,28 |
| 2556/P | 54,5 | 484 | 9,78 |
| 2273/P | 63 | 616 | 10,13 |
| 2270/P | 67 | 453 | 8,98 |
| 2275/P | 70 | 600 | 10,49 |
| 2561/P | 96 | 923 | 10,60 |
| 2611/P | 154 | 1097 | 9,80 |
| 2357/P | 222 | 1261 | 7,84 |
| 2359/P | 222 | 1142 | 9,08 |
| 2363/P | 222 | 877 | 8,79 |
| 2365/P | 222 | 1956 | 8,41 |
| 2367/P | 222 | 1421 | 9,35 |
| 2370/P | 222 | 1269 | 8,28 |
| 2373/P | 222 | 1318 | 8,98 |
| 2376/P | 222 | 1343 | 8,64 |
| 2377/P | 222 | 1296 | 8,50 |
| 2378/P | 222 | 1170 | 7,80 |
| 2379/P | 222 | 1149 | 7,95 |
| 2405/P | 222 | 1207 | 7,99 |
| 2406/P | 222 | 1184 | 8,09 |
| 2409/P | 222 | 894 | 8,65 |
| 2411/P | 222 | 918 | 7,23 |
| 2412/P | 222 | 1256 | 8,16 |
| 2417/P | 222 | 1014 | 8,04 |
| 2418/P | 222 | 1170 | 8,67 |
| 2419/P | 222 | 1082 | 8,50 |
| 2420/P | 222 | 1030 | 8,38 |
| 2421/P | 222 | 962 | 7,92 |
| 2422/P | 222 | 890 | 8,13 |
| 2424/P | 222 | 995 | 7,90 |
| 2425/P | 222 | 945 | 8,15 |
| 2426/P | 222 | 957 | 8,54 |
| 2428/P | 222 | 769 | 8,18 |
| 2429/P | 222 | 796 | 7,89 |
| 2430/P | 222 | 1201 | 8,91 |
| 2434/P | 222 | 800 | 8,06 |
| 2435/P | 222 | 929 | 8,33 |
| 2436/P | 222 | 1154 | 9,03 |
| 2437/P | 222 | 988 | 9,06 |
| 2438/P | 222 | 1145 | 7,96 |
| 2439/P | 222 | 957 | 9,50 |
| 2440/P | 222 | 1246 | 8,63 |
| 2441/P | 222 | 1234 | 7,95 |
| 2444/P | 222 | 1286 | 8,44 |

*Tabelle 2* (Fortsetzung)

| Präp. Nr. | Alter | KG | HG |
|---|---|---|---|
| 2368/P | 582 | 1007 | 7,65 |
| 2345/P | 942 | 1220 | 7,86 |
| 2346/P | 942 | 1404 | 7,43 |
| 2352/P | 942 | 1060 | 7,35 |
| 2358/P | 942 | 769 | 7,55 |
| 2382/P | 942 | 1244 | 7,52 |
| 2348/P | 1302 | 1255 | 7,22 |
| 2350/P | 1302 | 1118 | 8,47 |
| 2351/P | 1302 | 976 | 8,60 |
| 2353/P | 1302 | 1460 | 7,50 |
| 2354/P | 1302 | 1551 | 7,44 |
| 2355/P | 1302 | 1300 | 7,84 |
| 2383/P | 1302 | 1242 | 7,41 |
| 2356/P | 1662 | 1255 | 8,05 |
| 2361/P | 1662 | 1341 | 7,30 |
| 2362/P | 1662 | 1077 | 7,13 |
| 2380/P | 1662 | 1300 | 7,33 |
| 2347/P | 2022 | 1046 | 8,51 |
| 2360/P | 2022 | 1091 | 7,16 |

sationen. Insbesondere die *Mustela*-Arten nehmen eine basale Stellung ein. Nach eigenen Berechnungen haben sie Gehirne, welche körpergrößenunabhängig nur 1/2 bis 2/3 so groß sind wie jene von *Procyon* oder Bären. Es soll daher in dieser Studie die Hirnontogenese von *Mustela vison* f. dom. charakterisiert und diskutiert werden.

## Material und Methode

In den Jahren 1975 und 1976 wurde aus dem Bestand der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht in Celle eine ontogenetische Reihe beim Farmnerz (Standard) zusammengestellt. 119 Stadien beider Geschlechter in unterschiedlichem postnatalen Alter von 1/2 Tag bis 5 1/2 Jahren bilden die Materialgrundlage. Bis zu einem Alter von 155 Tagen wurden jeweils Geschwisterpaare (1 ♂ und 1 ♀) aus größeren Würfen mit 5—7 Jungen entnommen. In einer Ausnahme (Tab. 1; Präp. Nr. 2519/P) entstammt ein neonates Tier einem Wurf mit nur 2 Jungen. Nach dem Töten wurden zunächst die Gesamtkörpergewichte der Tiere festgestellt, dann die Gehirne entnommen und gewogen. Diese wurden in 4 %iger Formollösung oder in Bouin'schem Gemisch fixiert und aufbewahrt. Angaben über Körpergewichte, Hirngewichte und postnatales Alter der männlichen Individuen gehen aus Tab. 1, der weiblichen aus Tab. 2 hervor. Zur Kennzeichnung der postnatalen Entwicklung werden zunächst die Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter dargelegt. Anschließend sollen in einem morphologischen Vergleich der Gehirne unterschiedlich alter Tiere die ontogenetischen Umgestaltungsprozesse gekennzeichnet werden.

## Ergebnisse

### Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter

Zur Kennzeichnung einer Ontogenese interessieren zunächst die Beziehungen zwischen Körpergewicht und Alter der Farmnerze. In Abb. 1 sind beide Parameter im doppelt logarithmischen Koordinatensystem gegeneinander abgetragen. Es zeigt sich der typische S-förmige Verlauf einer Wachstumskurve. Kurz nach der Geburt retardiert die körperliche Entwicklung bis etwa zum 3. oder 4. Tag. Annähernd gleich-

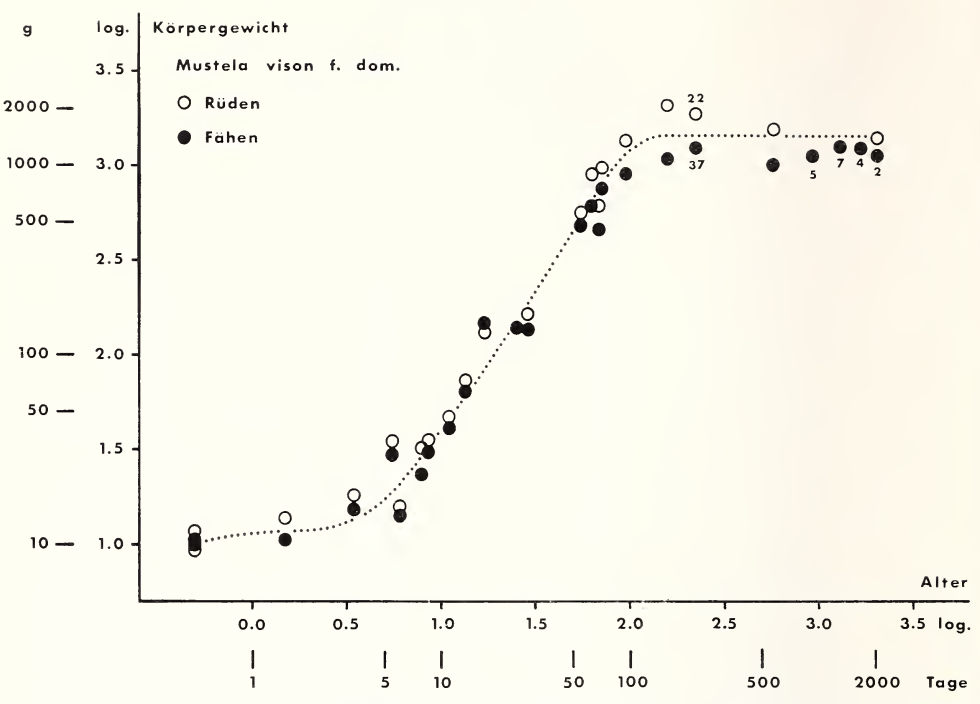



*Abb. 1.* Körpergewichte von männlichen und weiblichen Farmnerzen während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter. Die Zahlen an den Symbolen geben die Anzahl von Tieren gleichen Alters an. Die Körpergewichtsschwankungen überschreiten in solchen Fällen nicht die Größe der Symbole

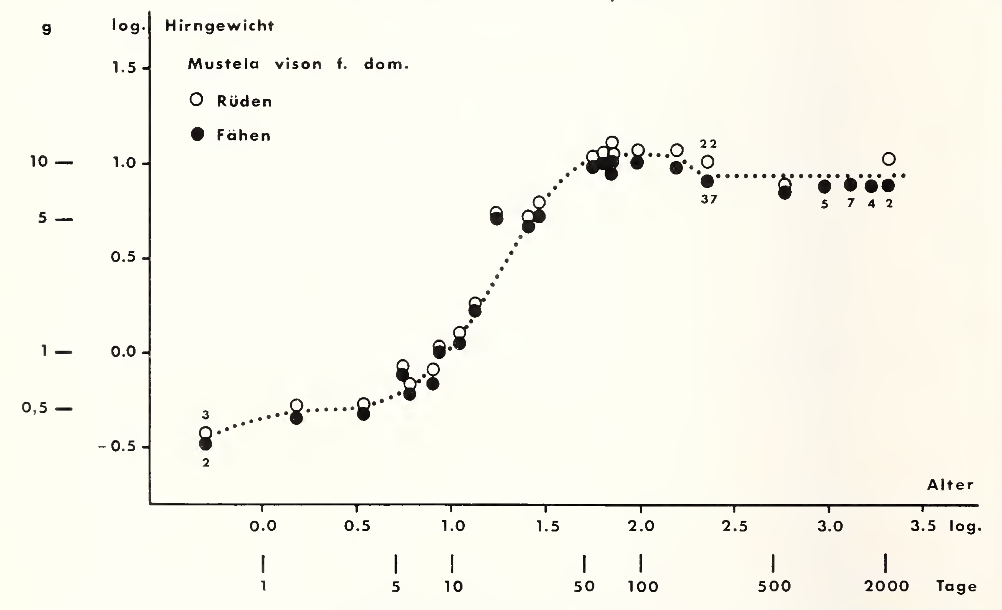



*Abb. 2.* Hirngewichte von männlichen und weiblichen Farmnerzen während der postnatalen Ontogenese in Abhängigkeit vom Alter. Die Zahlen an den Symbolen geben die Anzahl von Tieren gleichen Alters an. Die Hirngewichtsschwankungen überschreiten in solchen Fällen nicht die Größe der Symbole

bleibende Körpergewichte sind in dieser Zeit typisch. Dann setzt eine rapide Gewichtszunahme ein, die sich um den 150. Tag herum verlangsamt und, von geringen Schwankungen abgesehen, mit zunehmendem Alter nicht mehr ändert. Dem Sexualdimorphismus bei Farmnerzen entsprechend sind in den meisten Fällen von Geburt an die männlichen Tiere schwerer als die weiblichen.

Für die Hirngewichte ergeben sich in Abhängigkeit vom Alter ganz ähnliche Verhältnisse. Das geht aus Abb. 2 hervor. Die Rüden haben auf jeder Altersstufe schwerere Gehirne als die Fähen. Darin kommen die Unterschiede der Körpergröße zwischen männlichen und weiblichen Tieren zum Ausdruck. Weiterhin läßt sich Abb. 2 entnehmen, daß das Hirngewicht von der Geburt bis etwa zum 3./4. Tag kaum zunimmt. Eine kurzfristige postnatale Wachstumsverzögerung ergibt sich demnach nicht nur für die körperliche, sondern gleichermaßen für die Hirnentwicklung. Vom 3./4. Tag an setzt dann ein starkes Hirnwachstum ein bis zu einem Alter der Tiere von 60 bis 70 Tagen. Von diesem Zeitpunkt an findet keine Gewichtszunahme mehr statt (Abb. 2). Besonders auffallend und entschieden anders als beispielsweise bei *Procyon c. cancrivorus* (KRUSKA 1975) ist aber bei *Mustela vison* f. dom. folgendes festzustellen: In beiden Geschlechtern haben die Individuen im Alter von über 200 Tagen absolut leichtere Hirne als jene zwischen dem 55. und 155. postnatalen Ontogenesetag (vgl. Tab. 1, 2). Dieses ist ebenfalls aus der Kurve in Abb. 2 ersichtlich. Es tritt ein Maximum auf. Daraus muß auf eine Hirngewichtsabnahme während der postnatalen Ontogenese im subadulten Entwicklungsstadium der Farmnerze zwischen dem 5. und 7. Lebensmonat geschlossen werden. Das mittlere Hirngewicht von 6 männlichen Stadien zwischen 55 und 155 Tagen beträgt 11,8 g. Ein solches Gewicht wird von keinem der 24 über 200 Tage alten Tiere erreicht; deren Durchschnitt liegt bei 10,2 g, das Maximum beträgt 11,0 g. Ähnliches gilt im weiblichen Geschlecht. Das Mittel aus 6 Stadien zwischen 55 und 155 Tagen Alter liegt bei 10,0 g. Der Mittelwert aus 56 älteren Tieren ist 8,1 g, das Maximum 9,6 g. Aus den Mittelwerten von jüngeren und älteren Individuen resultiert eine ähnlich große Abnahme der Hirngewichte während der Ontogenese um ca. 14 % im männlichen und um ca. 18 % im weiblichen Geschlecht.

Die mittleren Hirngewichte der älteren und neonater Stadien ermöglichen Berechnungen der PORTMANN'schen Vermehrungszahl. Im männlichen Geschlecht ergibt sich aus dem mittleren neonaten Hirngewicht von 0,36 g gegenüber dem adulten von 10,2 g ein Faktor von 28. Bei den weiblichen Tieren stehen 0,34 g mittleres neonates Hirngewicht den 8,1 g adulter Tiere gegenüber. Das entspricht einer Vermehrungszahl von 24. Allgemeingültig kann deshalb bei Farmnerzen ein Vermehrungsfaktor von etwa 25 angenommen werden. Dieser Befund ist später zu diskutieren.

Die Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht sind in Abb. 3 dargestellt. Berechnungen einer Allometriegeraden (Hauptachse der Verteilungsellipse) vom neonaten Stadium bis zu dem Zeitpunkt, an welchem eine Hirngewichtszunahme nicht mehr nachweisbar ist, ergeben einen Allometrieexponenten von $a = 0{,}85$ ($n = 34$; $r = 0{,}987$; $Zw = 0{,}526$ bei $p = 0{,}001$). Ähnliche a-Werte für die 1. postnatale Phase gelten für Wölfe und Pudel (SCHLEIFENBAUM 1973) sowie für Krabbenwaschbären (KRUSKA 1975). Bei diesen Arten ist das Körperwachstum in etwa gleichem Ausmaß gegenüber dem Hirnwachstum gering beschleunigt. Ein ausgewogenes Verhältnis wäre durch Isometrie ($a = 1$) angezeigt. Die Hirngewichtszunahme ist zeitlich jedoch früher beendet als die Zunahme des Körpergewichtes. In der anschließenden 2. postnatalen Phase nimmt mit dem Alter nur noch eine Komponente zu, das Körpergewicht. In der Beziehung Hirngewicht zu Körpergewicht muß daher eine abszissenparallele Allometriegerade mit $a = 0$ resultieren. Das wurde bereits früher erschlossen (KRUSKA 1975). Am vorliegenden Material lassen sich solche Geraden für beide unterschiedlich großen Geschlechter im Mittel eben-

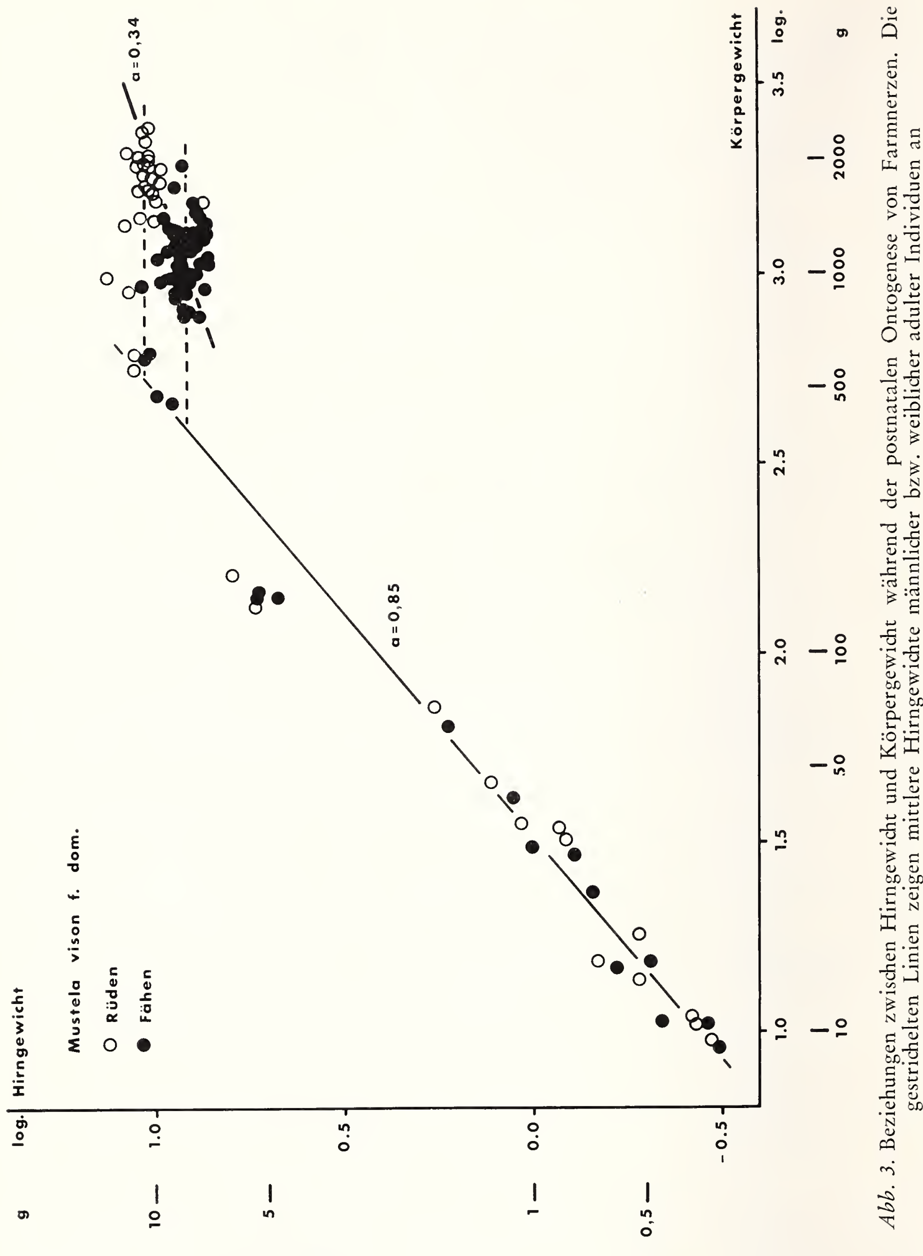



*Abb. 3.* Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht während der postnatalen Ontogenese von Farmnerzen. Die gestrichelten Linien zeigen mittlere Hirngewichte männlicher bzw. weiblicher adulter Individuen an

falls vermuten. Sie sind deshalb in Abb. 3 in einer gestrichelten Linie durch die mittleren Hirngewichte der adulten Stadien angedeutet. Nunmehr zeichnet sich in Abhängigkeit vom Körpergewicht ab, was in Abhängigkeit vom Alter bereits erwähnt wurde: Die Gehirne der 55 bis 155 Tage alten Tiere sind in beiden Geschlechtern schwerer als die der Adulten im Mittel. Insbesondere sind die Hirne von 70 bis 155 Tage alten Individuen größer als die der Adulten im Maximum.

Werden zur Berechnung allometrischer Beziehungen Hirn- und Körpergewichte von über 220 Tage alten Tieren herangezogen, so lassen sich innerhalb der Geschlech-

ter keine „normalen" intraspezifischen Abhängigkeiten sichern. Solche sind bei Säugetieren durch a-Werte zwischen 0,25 und 0,30 angezeigt (HERRE und RÖHRS 1973) Aber zwischen den Geschlechtern ergibt sich ein Allometrieexponent von a = 0,34 (n = 80; r = 0,661; Zw = 0,357 bei p = 0,001). Diese intersexuelle Allometriegerade geht aus Abb. 3 hervor. Der steilere Anstieg ist möglicherweise durch den Sexualdimorphismus bei den Farmnerzen bedingt.

## Morphogenese der Gehirne während der postnatalen Ontogenese

In Anschluß an die quantitativen Ergebnisse interessieren Aussagen zur gestaltlichen Hirnentwicklung vom neonaten bis zum adulten Stadium. Diese soll durch einen morphologischen Vergleich von Gehirnen unterschiedlich alter männlicher Individuen aufgezeigt werden. Im weiblichen Geschlecht ergeben sich gleiche Resultate. In den Abb. 4, 5 und 6 sind Gehirne mehrerer Stadien einer Entwicklungsreihe in Dorsal-, Lateral- und Ventralansicht wiedergegeben. Besonders auffallend ist dabei zunächst die Gestalt der neonaten Farmnerzgehirne (0,5 Tage). Sie erinnert noch in weit stärkerem Maß an Embryonalstadien anderer Säugetiere als diejenigen von Bären und Krabbenwaschbären. Derartig gering entwickelte Gehirne zum Zeitpunkt der Geburt sind an placentalen Säugetieren bislang nicht nachgewiesen. Ganz deutlich sind weite Bereiche des Hirnstammes von dorsal frei sichtbar. Die Rautengrube ist fast vollständig zu erkennen, weil das Cerebellum außerordentlich gering entwickelt und lediglich als Wulst ausgebildet ist. Am Telencephalon wird der embryonale Charakter des Gehirns in diesem Stadium ebenfalls deutlich. Die Endhirnhemisphären stellen kleine, total ungefurchte Blasen dar. Gleichermaßen zeigt das Stadium von 5,5 Tagen ein noch relativ gering entwickeltes Gehirn. Gegenüber der neonaten Hirngestalt haben Telencephalon und Cerebellum an Größe zugenommen. Die Hemisphären sind nach median und caudal ausgedehnt, so daß sie nun die vorher dorsal und lateral freien Stammhirnanteile weitgehend überlagern. Allerdings bleibt das Tectum des Mittelhirns noch sichtbar. Anfänge der Großhirnfurchung zeichnen sich erstmals ab. Insbesondere sind solche Furchen in Anlage zu erkennen, welche den phylogenetisch älteren Allocortex vom Neocortex trennen. In der Dorsalansicht ist dies die Fissura splenialis. Diese Furche liegt bei adulten Tieren auf der Medianfläche der Hemisphären, von dorsal nicht sichtbar. In der Lateralansicht zeichnen sich Eindrücke der Fissura rhinalis und die Inselregion äußerlich ab. Diese gesamte Hirngestalt entspricht vergleichsweise dem Entwicklungsgrad neonater Gehirne von Bären und Krabbenwaschbären.

Die nunmehr einsetzenden Entwicklungsvorgänge sind vom 3./4. Tag an bereits vorher durch eine starke Wachstumsphase gekennzeichnet worden (Abb. 2). Im Vergleich der Stadien 5,5 Tage mit 13,5 Tage werden sie auch in der gestaltlichen Umformung der Gehirne deutlich (Abb. 4, 5, 6). Die Hemisphären haben sich weiter nach caudal und das Kleinhirn nach frontal ausgedehnt. Von dorsal bleiben nur noch geringe Teile des Mittelhirndaches sichtbar, in der Lateralansicht gar nicht mehr. Besonders fortgeschritten sind im 13,5-Tage-Stadium die Furchungsprozesse der Hemisphären. Deutlich zeichnen sich zwei große Bogenfurchen um die Inselregion ab, mit einem auffallend gradlinigen Verlauf ohne Seitenzweige und Verästelungen. Die Fissura suprasylvii, die untere von beiden, erscheint als Hauptlängsfurche über den gesamten Bereich gleich tief. Die darüber gelegene Furche hingegen erscheint im vorderen Bereich weiter entwickelt als im caudalen Abschnitt (Abb. 5). In diesem Zusammenhang muß darauf hingewiesen werden, daß diese Fissur bei Musteliden aus zwei Furchen besteht, welche ineinander übergehen (BRAUER und SCHOBER 1970). Die Fissura coronalis der vorderen Hemisphäre konfluiert mit der caudal gelegenen Fissura lateralis (= marginalis). Was an den spezialisierten Hemisphären von

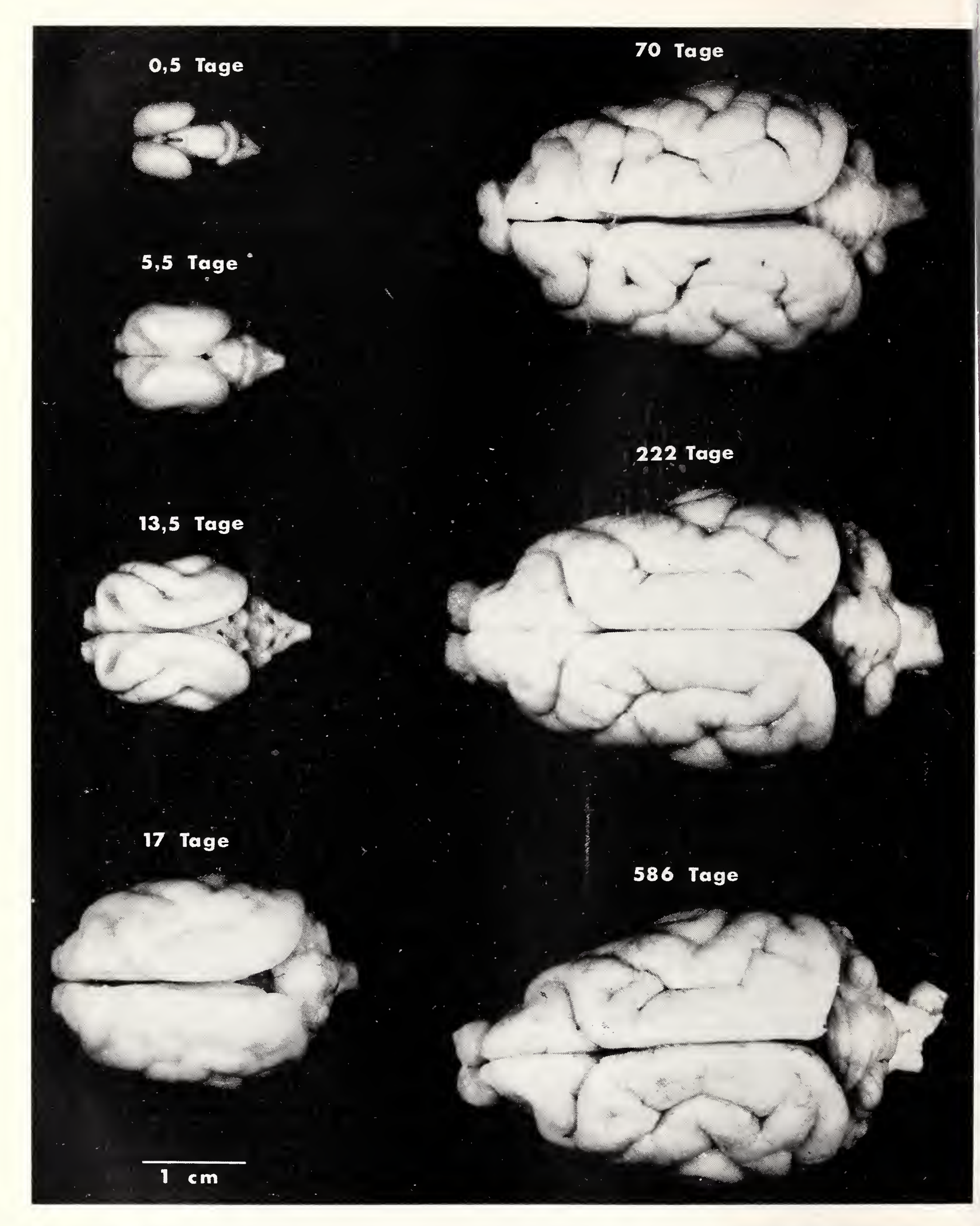



*Abb. 4.* Dorsalansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

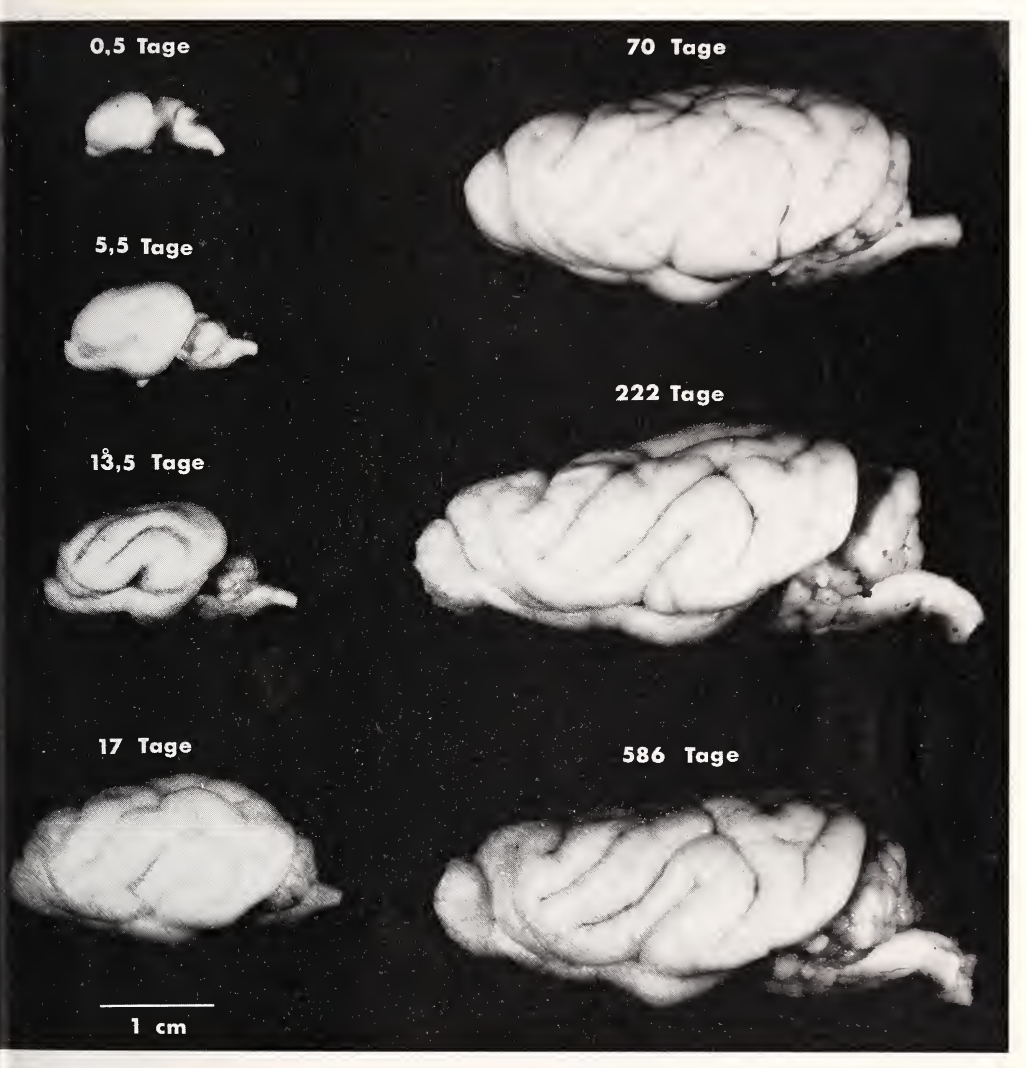



*Abb. 5.* Lateralansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

*Procyon c. cancrivorus* besonders deutlich ins Auge fiel (Kruska 1975) wird an den Hemisphären von *Mustela vison* f. dom. ebenfalls wahrscheinlich. Die vorderen Bereiche der Hemisphären erscheinen im Furchungsprozeß während der Ontogenese gegenüber den occipitalen gering bevorzugt. Weiterhin wird aus Abb. 4 für dieses Stadium ersichtlich, daß sich mit zunehmender Entwicklung die Hemisphären beider Seiten nach median aufeinander zu ausdehnen. Die F. splenialis ist von dorsal nun nicht mehr oder kaum noch zu erkennen.

Die weitere Entwicklung zum 17-Tage-Stadium ist durch eine besonders starke Entfaltung der Hemisphären gekennzeichnet (Abb. 4, 5, 6). Diese haben sich nach caudal über das Mittelhirndach und große Teile des Cerebellum ausgedehnt. Darüber hinaus wird aus der Lateralansicht ein Wachstum nach ventral deutlich. Der Allocortex ist gegenüber dem vorigen Stadium (13,5 Tage) erheblich kleiner. Aus Abb. 6

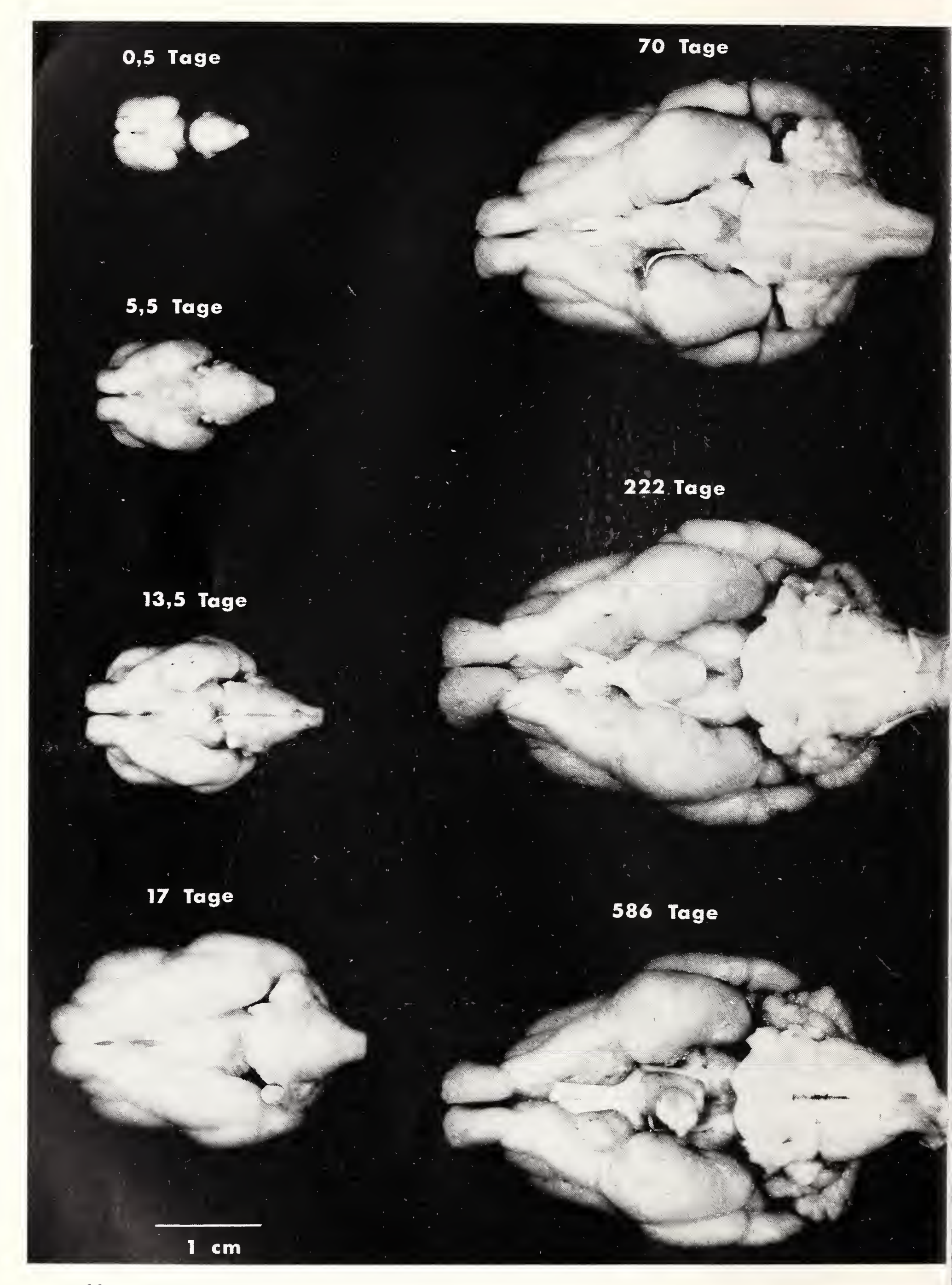



*Abb. 6.* Ventralansichten der Gehirne von männlichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter

geht das ebenfalls hervor, weil der basale Anteil des Neocortex vergrößert erscheint. Das Furchenmuster 17 Tage alter Farmnerze erinnert bereits weitgehend an die Situation bei adulten Tieren. Krümmungen und Verästelungen der Hauptfurchen, sowie Nebenfurchen sind ausgebildet. Insgesamt haben die Gehirne jedoch noch eine weitgehend kugelige Gestalt. Dies hat sich beim 70 Tage alten Stadium geändert. Aus den Abb. 4, 5 und 6 wird deutlich, daß sich in dieser Phase der Entwicklung die Gehirne, insbesondere die Hemisphären von frontal nach caudal strecken. Die Neocortex-Höhe wird dabei annähernd beibehalten. In der Lateralansicht (Abb. 5) fällt immer noch ein relativ gering sichtbarer Anteil des Allocortex auf. Bedeutende Unterschiede sind im weiteren zum 222-Tage-Stadium zu erwähnen. Es sei daran erinnert, daß in der Zeit von 70 bis 222 Tagen Abnahmen der Hirngewichte festgestellt wurden. Im Vergleich der Lateralansichten beider Stadien ist eine Neocortex-Abflachung mit zunehmendem Alter wahrscheinlich. Der Allocortex tritt relativ wieder in stärkerem Maße hervor. In der Ventralansicht (Abb. 6) ist ebenfalls eine Verkleinerung des basalen Neocortex-Anteils erkennbar. Es ist daher möglich, daß die Hirngewichtsabnahmen in dieser Zeit unter anderem durch Abnahmen der Neocortexgröße bedingt sind. Zwischen 222 Tage alten und älteren Farmnerzen sind keine Unterschiede in der Hirngestalt mehr ersichtlich.

An dieser Gegenüberstellung der Gehirne unterschiedlich alter Stadien wird ein generelles Bild der postnatalen Entwicklungsvorgänge deutlich. Es muß jedoch auf eine gewisse individuelle Variabilität der Hirngestalt in Abhängigkeit vom Alter während der frühen postnatalen Ontogenese hingewiesen werden. In beiden Geschlechtern fanden sich teilweise Gehirne von 6 Tage alten Tieren, welche in der Gestalt weitgehend an neonate Verhältnisse erinnern. Andererseits hatte ein neonates männliches Exemplar (Präp. Nr. 2519) ein Gehirn im Entwicklungszustand etwa 5 Tage alter Farmnerze. Diese Variabilität ist zweifellos auf die unterschiedliche Länge der Tragzeit bei Farmnerzen zurückzuführen und auf Unterschiede in der Wurfgröße. Bei *Mustela vison* f. dom. werden im Durchschnitt 48–50 Tage nach der Kopulation 4–6 Junge geboren. Die Länge der Tragzeit kann jedoch um mehrere Tage variieren, und die Wurfgröße kann im Extrem bis zu 12 Jungen betragen (Keller 1941). Am vorliegenden Material sind Beziehungen zwischen der Länge intrauteriner Entwicklung und neonater Hirngestalt nicht zu bewerten, da der Geburtszeitpunkt als Vergleichsparameter gewählt wurde. Der Einfluß der Wurfgröße auf die neonate Hirngestalt mag an dem einen Beispiel des männlichen Tieres (Präp. Nr. 2519) deutlich werden. Alle anderen juvenilen Stadien entstammen größeren Würfen, dieses eine Exemplar mit weiter entwickeltem Gehirn entstammt einem Wurf mit nur 2 Jungen. Trotz solcher Unsicherheiten können die aufgezeigten Ergebnisse zur postnatalen Hirnentwicklung beim Farmnerz als typisch für diese Art gelten. Sie sollen im Folgenden diskutiert und mit Ergebnissen an anderen arctoiden Raubtieren verglichen werden.

## Diskussion

Die Untersuchungen der postnatalen Hirnontogenese beim Farmnerz haben in mancher Hinsicht unerwartete Befunde ergeben, aber auch solche, welche sich in bisherige Vorstellungen erweiternd eingliedern lassen. Als ein besonderes Ergebnis soll zunächst die Feststellung von Hirngewichtsabnahmen während der subadulten Entwicklungsphase diskutiert werden. Von vornherein ist jedoch hervorzuheben, daß auf derzeitigem Wissensstand nur Möglichkeiten zur Erklärung dieses Befundes aufgezeigt werden können. Weiterführende Untersuchungen an erweitertem Material und mit anderen Methoden erscheinen daher in Zukunft geboten.

Hirngewichtsabnahmen in der Ontogenese sind bei Vögeln bekannt. Dort sind sie

in erster Linie auf Entquellung der Gehirne in Verbindung mit nach innen orientierter Pneumatisierung der Schädeldecke zurückzuführen (Stork 1967). Demgegenüber finden sich bei Säugetieren kaum Hinweise, welche Gewichtsabnahmen der Gesamthirne in der subadulten Entwicklungsphase andeuten. Reduktionen der Hirngröße zum Winter erwähnt Pucek (1965) bei Soriciden. Sie gehen mit „Schädeldepressionen" einher, sind jedoch im anschließenden Sommer wieder rückläufig. Solche saisonal bedingten Hirngewichtsschwankungen erscheinen mit den Ergebnissen an Farmnerzen nicht vergleichbar. Ferner sind nach Frick (mündl. Mitt.) bei juvenilen Pavianen gegenüber adulten signifikant größere Hirnschädelkapazitäten nachweisbar. An den Gehirnen selbst liegen keine Untersuchungen vor. Bei *Cercopithecus aethiops* haben sich Hirngewichtsabnahmen im subadulten Alter nicht ergeben (Kretschmann et al. 1971). Gleichermaßen zeigen ontogenetische Untersuchungen an anderen Säugetierarten ähnliche Resultate (Kretschmann et al. 1974, 1975) wie an *Procyon c. cancrivorus* (Kruska 1975). Ein maximales Hirngewicht wird postnatal zwar unterschiedlich früh erreicht, dann aber im Adultstadium beibehalten. Bekanntlich sind erst später Altersinvolutionen nachweisbar. Für einzelne Hirnteile gilt in der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Fälle das gleiche. Allerdings wird bei subadulten Albinomäusen ein ontogenetisches „Überschußwachstum" für den Neocortex und den Hippocampus wahrscheinlich (Kretschmann und Wingert 1971). Der vorliegende morphologische Vergleich der Gehirne unterschiedlich alter Farmnerze deutet ebenfalls auf Größenabnahmen des Neocortex zwischen dem 70. und 222. postnatalen Tag hin. Zilles et al. (1976 a, 1976 b) weisen ferner bei der Albinomaus frühe ontogenetische Größenabnahmen der limbischen Kerngebiete Nucleus habenulae und Nucleus medialis corporis mamillaris nach. Darüber hinaus ergeben Neuronenzählungen insbesondere in Kerngebieten von Hirnnerven bei mehreren Arten frühe ontogenetische Abnahmen der Zellzahl in unterschiedlichem Ausmaß (Zilles und Wingert 1973; Zilles et al. 1974; Grzibiela und Jersch 1975). Die biologische Bedeutung dieser Reduktionen muß jedoch vorerst ungeklärt bleiben. Insgesamt stellen die Abnahmen der Gesamthirngewichte bei Farmnerzen zwischen dem 5. und 7. Lebensmonat eine Besonderheit dar. Diese mag artspezifisch sein. Zukünftige Untersuchungen an anderen *Mustela*-Arten können weiteren Aufschluß darüber erbringen. Ferner ist die stoffliche Zusammensetzung juveniler und adulter Farmnerzgehirne zu prüfen und gleichermaßen die ontogenetische Schädelentwicklung.

Quantitative Änderungen der Hirngröße deuten in einer ersten Orientierung auf Änderungen der gesamten zentralnervösen Leistungskapazität hin. Es sind deshalb Parallelen zwischen Hirn- und Verhaltensontogenese anzustreben. Bei *Procyon c. cancrivorus* hat sich gezeigt, daß mit dem Erreichen der Hirnendgröße eine Loslösung der Jungtiere vom Mutterverband einhergeht. Die reine Nestlingszeit ist beendet, und ein zunehmendes Erkundungsverhalten gegenüber der Umwelt setzt ein (Kruska 1975; Löhmer 1976). Farmnerze sind demgegenüber als Haustiere zu bewerten (Herre und Röhrs 1973). Sie werden in Käfigen gehalten und auf Pelzqualität selektioniert. Den Züchtern wird empfohlen Jungtiere im Alter von 50 bis 70 Tagen vom Muttertier abzusetzen, aber: „In der Freiheit kommen wohl Rüden und Fähen nur zur Paarung zusammen, und Mutter und Kind trennen sich nach 4–5 Monaten" (Keller 1941, S. 16). Der Zeitpunkt der Trennung von der Mutter fällt bei Nerzen demnach ebenfalls etwa zusammen mit dem Zeitpunkt, an welchem ein maximales Hirngewicht erreicht ist. Im Unterschied zu Krabbenwaschbären werden aber bei jungen Farmnerzen in den darauffolgenden 2 Monaten Hirngewichtsabnahmen festgestellt. Es erhebt sich daher die Frage, ob möglicherweise die ontogenetischen Hirngewichtsminderungen funktionell zu interpretieren sind, etwa als modifikative Beeinflussung des Gehirns infolge spezieller domestikationsbedingter Umweltände-

rung. Gerade bei solchen Arten mit extrem geringem Reifegrad der Gehirne zum Zeitpunkt der Geburt und mit langer extrauteriner Ontogenesephase könnten sich Auswirkungen von exogenen Faktoren auf die Hirnentwicklung ergeben (Kretschmann et al. 1974). Weiterführende cytoarchitektonische Analysen und Nervenzellzählungen im „kritischen Alter" sowie experimentelle Studien an Farmnerzen werden notwendig.

Abgesehen von solchen speziellen Problemen, deren endgültige Klärungen noch ausstehen, sind die weiteren Ergebnisse der postnatalen Hirnentwicklung von *Mustela vison* f. dom. sicherer zu bewerten. Das extreme Nesthockertum dieser Art wird an der Hirnontogenese in besonderer Weise offenkundig. Ein außerordentlich geringer Entwicklungsgrad zum Zeitpunkt der Geburt und eine nachgeburtliche Retardation des Hirnwachstums liefern dafür Beweis genug. Die neonate Hirngestalt von *Mustela vison* f. dom. ist für placentale Säugetiere ungewöhnlich gering entwickelt. Sie läßt auf ein stärkeres Nesthockertum schließen als bei *Procyon c. cancrivorus* und bei *Ursus arctos*. Den Vermehrungsfaktoren zufolge ergibt sich aber folgende Rangordnung von geringem zu extremem Nesthockertum: *Procyon c. cancrivorus* (VF = 14) *Mustela vison* f. dom. (VF = 25), Ursiden (VF = 38–58). In Zusammenhang

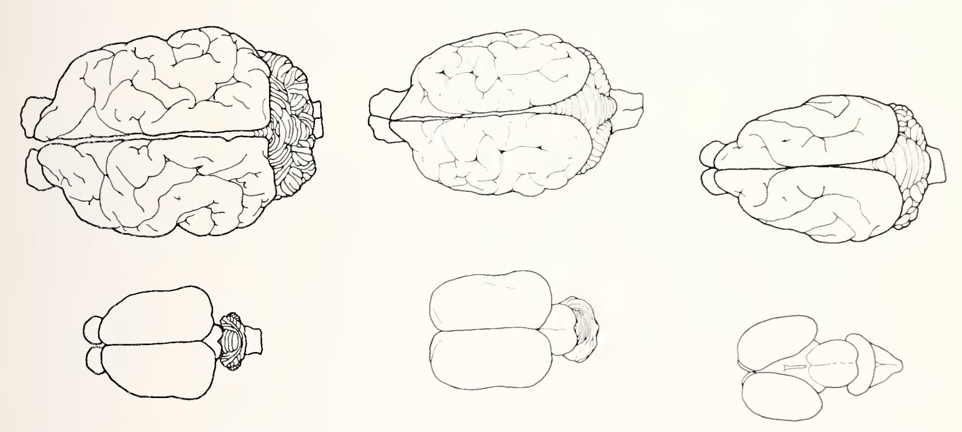


*Abb. 7.* Gegenüberstellung von Gehirnen neonater und adulter arctoider Raubtiere in Dorsalansicht. *Links: Ursus arctos* (oben nach Brauer und Schober 1970, unten nach Starck 1956); *Mitte: Procyon c. cancrivorus* (nach Kruska 1975); *rechts: Mustela vison* f. dom.

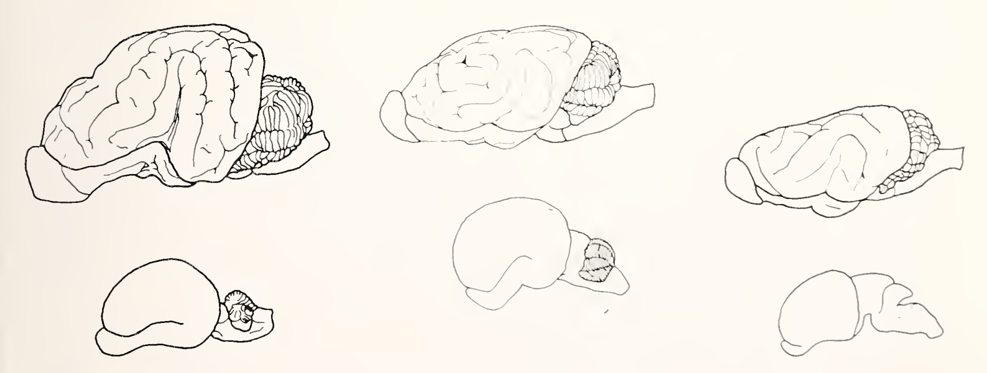


*Abb. 8.* Gegenüberstellung von Gehirnen neonater und adulter arctoider Raubtiere in Lateralansicht. *Links: Ursus arctos* (oben nach Brauer und Schober 1970, unten nach Starck 1956); *Mitte: Procyon c. cancrivorus* (nach Kruska 1975); *rechts: Mustela vison* f. dom.

mit den einleitend erwähnten Beziehungen zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Hirnentwicklung ergibt sich folgende Gegenüberstellung neonater und adulter Hirngestalt bei jeweils einem Vertreter dreier Familien der arctoiden Raubtiere (Abb. 7, 8): Den ähnlich hoch cerebralisierten Gehirnen adulter Bären und Krabbenwaschbären entsprechen neonate Hirngestalten von zwar embryonalem, aber vergleichsweise gleichartigem Aussehen. Demgegenüber sind Farmnerze geringer cerebralisiert, und zum Zeitpunkt der Geburt sind ihre Gehirne von noch geringerem Reifegrad. Weder Bären noch Waschbären sind deshalb allein als Ausnahme der Präzedenz-Regel von PORTMANN zu bewerten. Aus den Gegenüberstellungen in Abb. 7 und 8 ergibt sich vielmehr innerhalb der Arctoidea ein eindrucksvolles und deutliches Beispiel für diese regelhaften Beziehungen zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Hirnentwicklung bei Säugetieren.

### Danksagungen

An dieser Stelle möchte ich dem seinerzeit komm. Leiter der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht in Celle, Herrn Prof. Dr. HANS CHRISTOPH LÖLIGER für das Entgegenkommen danken, aus dem Farmnerzbestand der Forschungsanstalt Material zusammenzustellen, dem Tierpfleger, Herrn WERNER KATZAN für die Buchführung zu den Altersangaben der Tiere. Weiterhin möchte ich dem Zoologischen Präparator, Herrn RÜDIGER BRÜNING und der Technischen Assistentin, Frl. ELISABETH ENGELKE für tatkräftigen Einsatz bei der Materialbeschaffung und bei der Präparation der Tiere danken.

### Zusammenfassung

An 119 Gehirnen von männlichen und weiblichen Farmnerzen in unterschiedlichem postnatalen Alter von ½ Tag bis 5½ Jahren wird die Hirnentwicklung charakterisiert. Analysen der Beziehungen zwischen Körpergewicht, Hirngewicht und Alter weisen auf nachgeburtliche Verzögerungen von Körper- und Hirnwachstum bis zum 3./4. Tag hin. Erst dann setzt ein rapider Entwicklungsschub ein. Im Alter zwischen 5 und 7 Monaten nimmt das Hirngewicht in beiden Geschlechtern um 14 % bzw. 18 % ab. Dieses Phänomen wird im Zusammenhang mit möglichen Unterschieden in der stofflichen Zusammensetzung juveniler und adulter Gehirne und in Verbindung mit Domestikationsauswirkungen diskutiert.

Die postnatalen Umformungsprozesse der Hirngestalt werden an einer Entwicklungsreihe vergleichend beschrieben. Gehirne von neonaten Farmnerzen haben einen extrem geringen Reifegrad. Sie erinnern an Embryonalstadien anderer Säugetiere, jedoch in noch stärkerem Maß als von Vertretern der Ursiden und Procyoniden bekannt. Diese Tatsache und der hohe Vermehrungsfaktor von 25 kennzeichnen Farmnerze als extreme Nesthocker. Gegenüberstellungen von neonater mit adulter Hirngestalt bei jeweils einem Vertreter der Ursiden, Procyoniden und Musteliden bestätigen die Präzedenz-Regel von PORTMANN innerhalb der arctoiden Carnivora.

### Summary

*On the postnatal development of the brain of the farm mink Mustela vison f. dom. (Mustelidae; Mammalia)*

In 119 brains of male and female farm minks at different postnatal age from ½ day to 5½ years the development of the central nervous system is characterized. The analysis of the relations between body weight, brain weight and age points to postnatal retardation in growth of both, body and brain, until the 3./4. day. Not till then a rapid increase of development can be observed. At the age between 5 and 7 months the brain weight decreases in male and female farm minks by 14 % and 18 % respectively. This phenomenon is discussed in connection with possible differences in biochemical composition between juvenil and adult brains and in connection with effects due to domestication.

Furthermore postnatal morphogenesis of the brain is described at different stages of development. Brains of neonate farm minks show an extraordinary inferior degree of development. These brains resemble earlier embryonic stages of other placental mammals. This fact and a multiplication factor as high as 25 characterizes farm minks as extreme insessorial mammals. Confrontations of neonate and adult brains of some ursid, procyonid and mustelid species confirm the rule of precedence described by PORTMANN (1962) within the group of arctoid carnivors.

## Literatur


Brauer, K.; Schober, W. (1970): Katalog der Säugetiergehirne. Jena: Fischer.

Grzibiela, G.; Jersch, W. (1975): Qualitative und quantitative Untersuchungen des Nucl. n. hypoglossi an einer ontogenetischen Reihe von männlichen *Tupaia belangeri*. J. Hirnforsch. **16**, 415—438.

Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere — zoologisch gesehen. Stuttgart: Fischer.

Keller, A. (1941): Die Nerzzucht. 2. Aufl., München: Mayer.

Kretschmann, H.-J.; Wingert, F. (1971): Computeranwendungen bei Wachstumsproblemen in Biologie und Medizin. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

Kretschmann, H.-J.; Schleifenbaum, L.; Wingert, F. (1971): Quantitative studies on the postnatal development of the Central Nervous System of *Cercopithecus aethiops*. Proc. 3rd. int. Congr. Primat., Zurich 1970, **1**, 108—114.

Kretschmann, H.-J.; Wingert, F.; Zilles, K. (1974): Biometrische Untersuchungen über die Hirnentwicklung bei *Tupaia belangeri*. Verh. Anat. Ges. **68**, 389—397.

Kretschmann, H.-J.; Schleicher, A.; Wingert, F.; Zilles, K. (1975): Wachstumsparameter des Hirns und seiner Regionen bei Albinomaus, *Tupaia belangeri* und SPF-Katze. Verh. Anat. Ges. **69**, 517—525.

Kruska, D. (1975): Über die postnatale Hirnentwicklung bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae; Mammalia). Z. Säugetierkunde **40**, 243—256.

Löhmer, R. (1976): Zur Verhaltensontogenese bei *Procyon cancrivorus cancrivorus* (Procyonidae). Z. Säugetierkunde **41**, 42—58.

Mangold-Wirz, K. (1966): Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien. Acta anat. (Basel) **63**, 449—508.

Portmann, A. (1962): Cerebralisation und Ontogenese. Med. Grundlagenforsch. **4**, 1—62.

Pucek, M. (1965): Water contents and seasonal changes of the brain-weight in Shrews. Acta Theriol. **10**, 353—367.

Schleifenbaum, Chr. (1973): Untersuchungen zur postnatalen Ontogenese des Gehirns von Großpudeln und Wölfen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **141**, 179—205.

Schumacher, U. (1963): Quantitative Untersuchungen an Gehirnen mitteleuropäischer Musteliden. J. Hirnforsch. **6**, 137—163.

Starck, D. (1956): Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit anderen Carnivoren. Säugetierkdl. Mitt. **4**, 21—27.

— (1975): Embryologie. 2. Aufl., Stuttgart: Thieme.

Stork, H.-J. (1967): Zur Pneumatisation der Schädeldecke bei juvenilen Drosseln. Zool. Anz. **179**, 340—354.

Thiede, U. (1966): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. I. Innerartliche Ausformung und zwischenartliche Unterschiede äußerlich sichtbarer Merkmale. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **4**, 318—377.

— (1973): Zur Evolution von Hirneigenschaften mitteleuropäischer und südamerikanischer Musteliden. II. Quantitative Untersuchungen an Gehirnen südamerikanischer Musteliden. Z. Säugetierkunde **38**, 208—215.

Weidemann, W. (1977): Zur Cerebralisation von Procyoniden und Ursiden. Z. Säugetierkunde (im Druck).

Zilles, K.; Wingert, F. (1973): Quantitative studies of the development of the fresh volumes and the number of neurons of the nucl. n. oculomotorii of white mice during ontogenesis. Brain Res. **56**, 63—75.

Zilles, K.; Kretschmann, H.-J.; Wingert, F. (1974): Biometrische Analyse der Neuronenanzahl des Nucl. n. oculomotorii und des Nucl. n. trochlearis einer ontogenetischen Reihe von *Tupaia belangeri*. Verh. Anat. Ges. **68**, 339—408.

Zilles, K.; Schleicher, A.; Wingert, F. (1976 a): Quantitative Analyse des Wachstums der Frischvolumina limbischer Kerngebiete im Diencephalon und Mesencephalon einer ontogenetischen Reihe von Albinomäusen. I. Nucleus habenulare. J. Hirnforsch. **17**, 1—10.

— (1976 b): Quantitative Analyse des Wachstums der Frischvolumina limbischer Kerngebiete im Diencephalon und Mesencephalon einer ontogenetischen Reihe von Albinomäusen. II. Corpus mamillare. J. Hirnforsch. **17**, 11—20.


*Anschrift des Verfassers:* Dr. Dieter Kruska, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover

# Numerical variation in the permanent dentition of the Polecat, *Mustela putorius* (Linnaeus, 1758), from the Netherlands

By G. H. Glas

*Receipt of Ms. 2. 6. 1976*

After the elaborate studies by Colyer (1936) and Hall (1940) on variations in the dentition of Carnivora, relatively few data are to be found concerning the genus *Mustela*. Mostly individual cases are being reported (Reinwaldt 1958; Mazak 1964; Ruprecht 1965; Opatrný 1973) without any indication of the overall occurrence of the variations in the species mentioned. Larger numbers of Mustelidae were examined by Herán (1970, 1971), Bateman (1970) and Neuenschwandler and Lüps (1975). Herán studied 27 species of Mustelids (n varying from 1 to 86), but reported on *Meles meles* (Linnaeus, 1758), *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) and *Martes pennanti* (Erxleben, 1777). Since he reported on "... only the most interesting cases ...", it must be assumed that perhaps only positional variations were found in the other species, including the genus *Mustela* represented by 39 *Mustela erminea* (Linnaeus, 1758), 62 *M. nivalis* (Linnaeus, 1766), 30 *M. lutreola* (Linnaeus, 1761) and 52 *M. putorius* (Linnaeus, 1758).

A total of 385 Polecats (206 ♂♂, 179 ♀♀) with fully erupted permanent dentition were examined for this study; most of the animals were dealt with earlier in a study on weights and measurements (Glas 1974). Correct identification of absent teeth may be difficult, as previously mentioned by Neuenschwandler and Lüps (l. c.). In their study on 93 Weasels *(Mustela nivalis)* 11 animals showed distinct

*Table 1*

**Missing elements in the dentition of 385 Polecats from the Netherlands**

| missing tooth | ♂♂ (n = 206) | | | ♀♀ (n = 179) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | left | right | both | left | right | both |
| $I_1$ | — | 1 | — | — | — | — |
| $I_2$ | — | 1 | — | 1 ? | — | — |
| $I_3$ | — | — | — | ? | — | — |
| $C_1$ | — | — | — | — | — | — |
| $P_2$ | 4 | 5 | — | 9 | 5 | — |
| $P_3$ | — | — | — | — | — | — |
| $P_4$ | — | — | — | — | — | — |
| $M_1$ | — | — | — | — | — | — |
| $M_2$ | 1 | 2 | 9 | 4 | 3 | 16 |
| $I^1$ | — | — | — | — | — | — |
| $I^2$ | — | — | — | — | — | — |
| $I^3$ | — | — | — | — | — | — |
| $C^1$ | — | — | — | — | — | — |
| $P^2$ | 3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 |
| $P^3$ | — | — | — | — | — | — |
| $P^4$ | — | — | — | — | 1 | — |
| $M^1$ | — | — | 2 | — | — | — |

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 256—259

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

numerical variation, while in 6 animals the reason for the absence of a tooth was uncertain. In the Polecats studied here some cases of missing teeth obviously had been caused by disease or damage in the bone tissue, especially in the mandible. Real hypodonty was only concluded where not the least appearance of a particular tooth could be seen. Even the apperent non-replacing of a deciduous by a permanent tooth (as concluded from an intact but partially bone-filled alveolus) was considered to be a case of normal formation.

From the data (Tables I—V) it was apparent that numerical variation was more likely to occur in females (23.5 %) than in males (16.0 %), and that hypodonty was by far more frequent than pleiodonty. It is considered as a general evolutionary trend that carnivore specialisation resulted in the loss of end-components in the premolar-molar tooth-row. As mentioned by SLAUGHTER et al. (1974) the Mustelidae have not specialised as 'true carnivores' like the Felidae and Canidae. Nevertheless, besides the canines for a grip on prey, the tooth-pair $M_1/P^4$ has developed to carnassial apparatus in *Mustela*. SLAUGHTER et al. (l. c.) suggest that the most important reason for maintaining the second premolars is their function as protection of the gum against sharp food particles.

The cases of supernumerary dentition as mentioned in Table IV can be divided into three types. Firstly, the ♂ with duplicated $P_4$ can be separated as a case of disturbed ontogeny. Secondly, the occurrence of small supernumerary upper molars were probably atavistics. In all three cases they were very small cylindrical teeth, some 2 mm of length, half root and half crown. Thirdly, supernumerary upper incisors, also mentioned by BATEMAN (1969), in reference to the frequently found initiation of 7 or 8 upper incisors in foetal and neonate laboratory-bred Ferrets (*Mustela putorius* f. furo). BATEMAN suggests that animals originally indentified as Polecats should be considered as possible Polecat×Ferret hybrids if supernumerary incisors are present. It is remarkable however, that in the Polecat all cases of supernumerary incisors have been found in upper jaws, and those of missing incisors in the mandibles (COLYER 1936; REINWALDT 1958; this study).

*Table 2*

**Importance in the sexes of hypodonty in particular dentitional elements**

| missing tooth | ♂♂ (n = 206) | | ♀♀ (n = 179) | |
|---|---|---|---|---|
| | involved | (%) | involved | (%) |
| $P_2$ | 9 | (4.4) | 14 | (7.8) |
| $P^2$ | 5 | (2.4) | 7 | (3.9) |
| $M_2$ | 12 | (5.8) | 23 | (12.8) |
| $M^1$ | 2 | (1.0) | — | — |
| other | 2 | (1.0) | 2 | (1.1) |

*Table 3*

**Dentitional numbers in 206 ♂♂ and 179 ♀♀ of the Polecat**

| number of teeth | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| number of ♂♂ | — | 1 | 12 | 15 | 173 | 4 | 1 |
| number of ♀♀ | 1 | 3 | 16 | 20 | 138 | 1 | — |

N. B.: One female had both a supernumerary incisor and a missing molar.

*Table 4*

Supernumerary teeth in 206 ♂♂ and 179 ♀♀ of the Polecat

| animal | | sex | supernumerary teeth |
|---|---|---|---|
| RMNH | 12.214 | ♂ | duplication of $P_4$ dex. |
| RMNH | 23.012 | ♂ | extra I between $I^1$ and $I^2$ sin. |
| ZMA | 12.589 | ♂ | extra I between $I^1$ and $I^2$ sin. |
| RMNH | 15.882 | ♂ | two extra I between $I^1$ sin. and $I^1$ dex. |
| ZMA | 15.752 | ♂ | small extra molar posterior to $M^1$ sin. |
| RMNH | 20.329 | ♀ | small extra molar posterior to $M^1$ sin. |
| ZMA | 16.165a | ♀ | small extra molar posterior to $M^1$ sin. |

ZMA: Zoölogisch Museum, Amsterdam; RMNH: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden.

*Table 5*

Numerical variation in the dentition in some species of the genus *Mustela*

| species | number of animals examined | with numerical variation (%) | pleiodonty | hypodonty |
|---|---|---|---|---|
| *M. putorius* ♂ | 206 | 33 (16.0) | 5 | 28 |
| *M. putorius* ♀ | 179 | 42 (23.5) | 2 | 41 |
| *M. nivalis* (a) | 93 | min. 11 (11.8) | 5 | min. 6 |
| | | max. 17 (18.3) | | max. 12 |
| *M. vison* (b) | 272 | 4 (1.5) | — | 4 |

Data from the present study (see also note below Table 3), compared with the data of (a): Neuenschwandler and Lüps 1975; (b): Hall 1940.

The occurrence of supernumerary teeth in general might be seen as evolutionary retrogressive, but the significance as a progressive trend of hypodonty could be easily overestimated. It is nevertheless remarkable that, besides three cases of missing lower incisors and one case of a missing $P^4$, all the other cases are concerning end-teeth of the premolar-molar tooth-row. In contrast to the cases of supernumerary teeth, hypodonty is most frequent in the mandibles. Two-sided loss of $M^1$ is exceptional in ♂♂; the loss of one or two $P^2$ occurs in ♂♂ and ♀♀; and $P_2$ and $M_2$ are frequently missing. It is noteworthy, that all cases of missing $P_2$ concerned only one tooth, while for $M_2$ mostly both sides are missing. These facts, together with the high percentages of animals involved in the hypodonty in $M_2$, support the possibility that in this Polecat-population $M_2$-loss is due to evolutionary pressure. The results for $P_2$ and $P^2$ are inconclusive.

## Acknowledgements

I am indebted to dr. P. J. H. van Bree (Zoölogisch Museum, Amsterdam), dr. A. M. Husson and mr. J. Schouten (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden) for the opportunity to study the animals in the collections under their care, and to the former also for advice in preparing this paper. Thanks are also due to dr. R. E. Stebbings (Monks Wood Experimental Station, Abbots Ripton, U. K.) who read and corrected the manuscript. Prof. Dr. J. Niethammer (Zoologisches Institut der Universität Bonn) kindly supplied the German summary.

## Summary

The data on numerical variation in the dentition of 385 Polecats are given in Tables I—V. Relating these data to the theory of dentitional reduction in carnivore specialisation, it is concluded that in these Polecats the loss of the second lower molar is subject to evolutionary pressure. The comparatively few cases of pleiodonty consist of some atavistic small upper second molars and some supernumerary incisors.

## Zusammenfassung

*Über Variationen der Zahnzahl bei Iltissen, Mustela putorius (Linnaeus, 1758), aus den Niederlanden*

An 385 Iltissen *(Mustela putorius)* wurde die Variabilität der Zahnzahl untersucht (Tabellen I—V). Reduktionen betreffen fast stets die Endglieder der Backenzahnreihen (vorderste Praemolaren und letzte Molaren), die auch bei Carnivoren mit spezialisierterem Gebiß in der Phylogenie verlorengegangen sind. Aus dem häufigen Fehlen des $M_2$ bei den Iltissen wird auf einen Selektionsdruck auf dessen Eliminierung geschlossen. In den vergleichsweise seltenen Fällen von Pleiodontie traten atavistische kleine zweite obere Molaren oder überzählige Schneidezähne auf.

## References

Batemann, J. A. (1970): Supernumerary incisors in Mustelids. Mammal Rev. 1, 81—86.

Colyer, F. (1936): Variations and diseases of the teeth of animals. I—VIII, 1—750 (London).

Glas, G. H. (1974): On the measurements and weights of the Polecat, *Mustela putorius* Linnaeus, 1759, in the Netherlands. Lutra 16, 13—19. (Dutch, with English summary

Hall, E. R. (1940): Supernumerary and missing teeth in wild mammals of the orders Insectivora and Carnivora, with some notes on disease. J. Dental Res. 19, 103—143.

Herán, I. (1970): Anomalies in the position of lower teeth in the Fisher, *Martes pennanti* Erxl. (Mammalia, Mustelidae). Can. J. Zool. 48, 1465—1468.

Herán, I. (1971): Some notes on dentition in Mustelidae. Vest. Cesk. Spol. Zool. **35**, 199 to 204.

Mazak, V. (1964): Anomalies of the second lower molars in *Mustela nivalis nivalis* Linnaeus, 1766 (Mammalia, Mustelidae). Nytt. Mag. Zool. 12, 24—29.

Neuenschwandler, A.; Lüps, P. (1975): Zahnvariationen bei einer Mauswiesel-Population, *Mustela nivalis* Linné, 1766, aus Hessen. Säugetierk. Mitt. 23, 85—93.

Opatrný, E. (1973): (Einige Beispiele des asymmetrischen Gebisses bei den Säugetieren). Lynx 14, 20—23.

Reinwaldt, E. (1958): Über- und unterzählige Schneidezähne bei Musteliden. Säugetierk. Mitt. 6, 97—100.

Ruprecht, A. (1965): Supernumerary premolar in *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, Acta Theriol. 10, 242.

Slaughter, B. H.; Pine, R. H.; Pine, N. E. (1974): Eruption of cheek teeth in Insectivora and Carnivora. J. Mammalogy **55**, 115—125.

*Author's address:* Drs. Gerhard H. Glas, Vogelkersstraat, 28, Bussum, The Netherlands

# BUCHBESPRECHUNGEN

Wace, N. M.; Holdgate, M. W.: **Man and Nature in the Tristan da Cunha Islands.** IUCN Monograph No. 6; Morges: IUCN 1976. 114 S., 25 Abb., US $ 5.–.

Die Tristan da Cunha Inselgruppe ist als ozeanische Inselgruppe wegen ihrer isolierten Lage und ihrem daraus resultierenden Ökosystem nicht nur biologisch, sondern auch als Meßstation für den Grad der Umweltverschmutzung in der Zukunft von Interesse.

Schon früh wurde die Inselgruppe besiedelt, wenn auch nur spärlich. Trotzdem führten übermäßige Bejagung und durch landwirtschaftliche Nutzung bedingte Umweltveränderungen zu starkem Rückgang, bzw. Ausrottung der auf den Inseln oder an ihren Küsten lebenden Tierarten. Gleichzeitig wurden Haustiere und Kulturpflanzen und mit ihnen einige Invertebraten eingebürgert. Wegen des unwirtlichen Klimas und der besonderen geographischen Struktur der Inseln blieben diese Eingriffe jedoch auf kleine Teile der Hauptinsel Tristan beschränkt.

Durch Schutzmaßnahmen in den letzten Jahren konnte wieder ein zahlenmäßiges Ansteigen mancher Tierarten festgestellt werden. Deshalb legen die Verfasser einige Vorschläge zur Erhaltung dieses Ökosystems und zu einer gleichzeitigen wirtschaftlichen Stabilisierung der Inseln vor.

J. Lange, Stuttgart

Myers, N.: **The Leopard *Panthera pardus* in Africa.** IUCN Monograph No. 5; Morges: IUCN 1976. 79 S., 7 Abb., US $ 5.–

Der Verfasser legt aus 32 Ländern Afrikas eine Bestandsschätzung vom aktuellen Vorkommen des Leoparden vor. Der Leopard erweist sich besonders in landwirtschaftlich intensiver genutzten Gebieten als anpassungsfähiger auf Biotopveränderungen als andere afrikanische Großtiere. Trotzdem ging der Bestand durch Jagd mit Giftködern und unter Einfluß des Fellhandels stark zurück.

Im Regenwald und der Miombo-Zone, den für den Leoparden günstigsten Biotopen, besteht z. T. noch heute eine Bestandsdichte von 1 Tier pro km². In der Zukunft werden jedoch außerhalb dieser Gebiete nur noch isolierte Bestände dieser Großkatze zu finden sein. Trotzdem ist nach Ansicht des Verfassers bei einem erfolgreichen Wildlife Management und scharfen Kontrollen zukünftig ein beschränkter Fellhandel ohne negativen Einfluß auf den Bestand des Leoparden möglich.

J. Lange, Stuttgart

Poplin, F.: **Les grands vertébrés de Gönnersdorf, Fouilles 1968.** Wiesbaden: F. Steiner Verlag GmbH 1976. 212 S., zahlr. graf. Darst., Tab. und Fotos, DM 84,–.

Bei Ausgrabungen am Magdalénien-Fundplatz Gönnersdorf (Ende Würmglazial, ca. 15 000 bis 10 000 v. Chr.) wurden im Jahre 1968 mehr als 2 500 Knochen und Knochenfragmente vorwiegend von Säugetieren freigelegt, die den Steinzeitmenschen als Beutetiere zum Opfer fielen. Folgende Arten haben sich nachweisen lassen: Wolf, Eisfuchs, Rotfuchs, Mammut, Pferd, Wisent, Saiga-Antilope, Rentier, Rothirsch und Schneehase. Die Arten sind ungleich stark vertreten; repräsentatives Material liegt lediglich vom Eisfuchs vor (1 400 Fundstücke). Relativ häufig sind noch Pferd (500), Schneehase (300) und Rentier (180). Die Fauna enthält erwartungsgemäß vorwiegend arktische Elemente. Biogeographisch nicht zu erwarten waren Wisent und Saiga-Antilope, die allerdings durch nur zwei Fundstücke belegt sind. Ganz schwach vertreten sind auch Mammut, Rothirsch und Rotfuchs. Der systematisch-taxonomische Teil der Arbeit (58 S.) befaßt sich fast ausschließlich mit dem Eisfuchs (45 S.), da wohl „niemals zuvor eine so gut geeignete Serie studiert werden konnte." Kernproblem ist die Frage: Lassen sich Eisfuchs *(Alopex lagopus)* und Rotfuchs *(Vulpes vulpes)* und andere nahe verwandte Caniden (Wüstenfuchs, Schakal) nach Skelettmerkmalen eindeutig trennen? Für einen Vergleich mit prähistorischen Eisfüchsen werden rezente Rotfüchse aus Nord- und Mitteleuropa und rezente Eisfüchse aus Grönland und Nordeuropa herangezogen. Die Unterscheidung beider Arten ist mittels metrischer Kriterien möglich: Besonders geeignet sind Breiten-Längen-Verhältnisse an den unteren Molaren, insbesondere am $M_2$. Dies ist im Hinblick auf Untersuchungen an prähistorischen Funden bedeutsam. Ein ausführlicher Beitrag über die Pferde von Gönnersdorf auf der Grundlage umfangreicheren Materials aus einer späteren Grabungskampagne wird angekündigt. Unter den Knochenfragmenten der Grabung von 1968 befanden sich auch 80 Überreste von Vögeln, die folgenden Arten bzw. Formen

zugeordnet wurden: Kolkrabe, Schneeeule, Schneehuhn, Möwe, Schwan, Gans. Der zweite Teil des Buches behandelt Themen, die mehr im archäologisch-kulturgeschichtlich-ökonomischen Bereich angesiedelt sind: Besprochen werden die geologischen und atmosphärischen Bedingungen für die Erhaltung der Knochen, die relative Häufigkeit der verschiedenen Skelettelemente, die horizontale und vertikale Fundverteilung, die Nutzungs- und Verbrauchsgewohnheiten der Menschen, die Klimaverhältnisse und Besiedlungsdauer, die soziale Struktur der siedelnden Gruppen u. v. m. Die Arbeit von POPLIN liefert ein Beispiel dafür, daß Untersuchungen an Knochenfragmenten von vorgeschichtlichen Siedlungsplätzen mit Erfolg nach zwei Seiten hin betrieben werden können: nach der prähistorisch-kulturgeschichtlichen und nach der rein zoologisch-säugetierkundlichen. So hat sich in den letzten Jahren nahezu zwangsläufig eine neue Forschungsdisziplin herausgebildet, die der Forderung nach einer umfassenden Knochenbearbeitung Rechnung trägt (Archäozoologie). Dem Buch als Anhang beigefügt sind die unerläßlichen Maßtabellen; fotografische Abbildungen lassen erkennen, wie bruchstückhaft das Material ist. Daß dennoch ein wichtiger Beitrag zur Kenntnis einer prähistorischen Säugetierfauna entstanden ist, zeugt von gründlicher und sorgfältiger Materialanalyse. Ausführliche deutsch-, englisch- und russisch-sprachige Zusammenfassungen werden der Arbeit einen breiten Leserkreis öffnen. H. REICHSTEIN, Kiel

ROSENBERGER, G.: **Die klinische Untersuchung des Rindes.** 2. völlig neu bearb. Aufl. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1977. 544 S., 478 Abb., 17 Farbtaf. DM 148,00.

Das gründliche und umfassende Werk von ROSENBERGER und Mitarbeitern ist ein unentbehrliches Handbuch für den Tierarzt und dürfte auch für den Zoo-Tierarzt bei der Behandlung großer Huftiere im allgemeinen von großem Wert sein. Das Werk behandelt die gesamte Diagnostik einschließlich der neurologischen, augenärztlichen und gynaekologisch-geburtshilflichen Untersuchungstechnik. Moderne Instrumente und Laboratoriumsmethoden sind berücksichtigt. Für den Mammalogen von Interesse sind vor allem die Beiträge über äußere Beurteilung, Habitus, Geschlecht und Alter und über Ekto- und Endoparasiten. Die Abbildungen, unter denen sich zahlreiche topographische Details befinden, sind von hoher Qualität. Auch die Kapitel über Gebißstatus und Beurteilung sowie über weiblichen Genitaltrakt und Geburt sind von allgemeinem Interesse. Für den Tierhalter von Wert ist ein Schlußkapitel über Applikationsmethoden von Arzneimitteln. Die Ausstattung des Werkes ist hervorragend.
D. STARCK, Frankfurt/M.

PREUSS, F.: **Medizinische Histologie.** Ein Lehrprogramm. Teil 1: Zellen und einfache Zellverbände. „Pareys Studientexte" Nr. 14. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1976. 128 S., 16 Abb., DM 24,00.

Das vorliegende Büchlein ist aus Begleittexten zu histologischen Kursen entstanden. Es will und kann kein Lehrbuch ersetzen, soll aber durch klare Ordnung des Stoffes und präzise Definitionen als Lernhilfe dienen und dem Studierenden ein Wegweiser sein. In diesem ersten Teil werden Zellen- und Gewebelehre behandelt. Die Ultrastruktur findet breite Berücksichtigung. Theoretische Probleme und entwicklungsgeschichtliche Gesichtspunkte sind ausgeklammert. Der Text wird durch einige didaktisch geschickte schematische Abbildungen ergänzt. Das Buch ist mit erheblichem didaktischen Geschick und Engagement geschrieben und behandelt viele Gebiete in origineller und anregender Darstellungsweise. Aus veterinär-anatomischen Kursen entstanden, vermag es auch dem Studenten der Human-Medizin und Biologie nützliche Dienste zu leisten und ihn zu eigenem Weiterstudium zu motivieren.
D. STARCK, Frankfurt/M.

SHOREY, H. H.: **Animal Communication by Pheromones.** New York: Academic Press Inc. 1976. 167 pps., 33 figs., $ 16,50.

Chemische Kommunikation zwischen Individuen einer Art durch Pheromone (Geruchs- und Geschmacksstoffe) spielt bei Wirbellosen und Wirbeltieren primär einer erhebliche Rolle. Seit 1959 die chemische Natur eines Pheromons (Locksubstanz beim Seidenspinner, BUTENANDT, KARLSON) aufgeklärt wurde, sind allein bei Insekten 40 Pheromone analysiert worden. Die Zusammenfassung des heutigen Standes unserer Kenntnisse in knapper und geordneter Form ist zu begrüßen. Der Autor behandelt kurz die Natur der bekannten Pheromone, ohne Er-

örterung biochemischer Einzelheiten und ohne Beschreibung der Bildungsstätten. Der Nachdruck liegt auf der Darstellung des Einflusses von chemischen Substanzen auf Kontrolle und Art des Verhaltens im ganzen Tierreich, von den Einzellern bis zu den Primaten. Aus Kenntnisstand und Natur der Sache ergibt sich, daß die Insekten stark im Vordergrund stehen. Die Säugetiere sind jedoch ausreichend berücksichtigt. Die Stoffgliederung folgt nicht taxonomischen Gesichtspunkten, sondern orientiert sich nach Verhaltenskomplexen. Behandelt werden kapitelweise Identifikations-Verhalten (Erkennen von Individuen, sozialen Gruppen, Territorien), der Einfluß von Pheromonen auf Aggregation (Attraktionsstoffe) und Dispersions-Verhalten und die Bedeutung für den sozialen Zusammenhalt, vor allem bei Termiten und sozialen Hymenopteren, Alarm- und Schreckstoffe (Mäuse, Knochenfische), Aggressions-Auslösung und -Hemmung, Sexual-Verhalten. Abschließend wird der Einfluß der Umwelt und physiologischer Bedingungen (Licht, Luftströmung, Vegetation, Temperatur) auf Bildung, Aussendung und Rezeption sexueller Duftstoffe behandelt. Die Bedeutung der Sexual-Pheromone im Rahmen der Isolationsmechanismen wird erörtert. In einem kurzen Schlußkapitel werden Gedanken zur Evolution der chemischen Kommunikation vorgetragen. Ihr kommt wahrscheinlich eine primäre Rolle zu. Am Anfang spielt vermutlich die Anlockung durch Futterstoffe eine Rolle. Wahrscheinlich entstehen Pheromone bei Säugetieren über Metabolite, die ursprünglich eine andere Funktion hatten. Zwischen äußerer (Pheromone) und innerer (Hormone) chemischer Kommunikation bestehen eindeutig Beziehungen. Hormone (Steroide) sind evolutiv häufig Vorläufer von Pheromonen.

Der Nutzen des Buches wird durch ein sehr ausführliches Literaturverzeichnis (726 Nummern) erheblich gesteigert. Ein taxonomischer Index erleichtert das Identifizieren der zahlreichen im Text genannten anglo-amerikanischen Trivialnamen von Insekten. Das Buch kann als klare, zuverlässige und leicht lesbare Einführung in ein hochinteressantes Gebiet der modernen Biologie nur empfohlen werden. D. Starck, Frankfurt/M.

Seiler, R.: **Die Gesichtsmuskeln.** In: Primatologia. Handbuch der Primatenkunde. Hrsg.: H. Hofer, A. H. Schultz, D. Starck. Vol. IV, Lief. 6, 1—252. Basel: Karger 1976. 148 Abb., 6 Tab., DM 154,—.

Erfreulicherweise liegt nunmehr eine zusammenfassende Bearbeitung der Facialismuskulatur der Primaten vor, und zwar vom derzeit wohl kompetentesten Sachkenner, der alle wichtigen Taxa in den vergangenen Jahren selbst untersuchen konnte. Eine genaue Kenntnis der Gesichtsmuskulatur bildet eine wichtige Grundlage zum Verständnis der Mimik, die ja bei den Primaten eine wichtige Komponente der innerartlichen Kommunikation darstellt. Allerdings ist die Mimik nicht Forschungsgegenstand der Anatomie, sondern der Ethologie, wie der Autor selbst hervorhebt. Den Hauptteil der vorliegenden Monographie bildet die spezielle Beschreibung der verschiedenen Primatenformen, die durch sehr klare Strichzeichnungen ergänzt wird. Etwas zu bedauern ist die Tatsache, daß in diesem Handbuchbeitrag relativ wenige verallgemeinernde morphologische und systematische Folgerungen Platz gefunden haben. Eingangs sind allerdings neben einer nützlichen Synonymie wesentliche Gesichtspunkte zur ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Gesichtsmuskeln in konziser Form entwickelt. Alles in allem handelt es sich hier um eine wichtige Zusammenstellung der neuesten Erkenntnisse dieser traditionsreichen morphologischen Spezialdisziplin, die vor allem durch ihr klares Konzept besticht. W. Maier, Frankfurt/M.

Eisentraut, M.: **Das Gaumenfaltenmuster der Säugetiere und seine Bedeutung für stammesgeschichtliche und taxonomische Untersuchungen.** Bonn: Zool. Forschungs-Inst. und Museum Alexander Koenig 1976. Bonn. Zool. Monogr. Nr. 8. 214 S., 159 Abb., DM 30,—.

Die als Gaumenfalten beschriebenen Gebilde sind ein nur den Säugetieren zukommendes Merkmal, dessen Entstehung zweifellos im Zusammenhang mit den grundlegenden konstruktiven Umbildungen am Mund, Gebiß-Kieferapparat in der Stammesgeschichte der Säugetiere zu verstehen ist. Reptilien mit geschlossenem sekundären Gaumen (Crocodylia) besitzen keine Gaumenfalten. Da sie bei allen rezenten Gruppen, einschließlich der Monotremata vorkommen, sind sie offenbar ein ancestrales Säugermerkmal, das vielleicht schon den Theriocephalia zukam. Der Verfasser hat Vertreter aller Säugerordnungen (117 Familien, 530 Arten) untersucht und legt die Befunde in einer hervorragenden Monographie mit zahlreichen guten Abbildungen vor.

Funktionell stehen die Gaumenfalten im Dienst der Nahrungsaufnahme als Widerlager der Zunge, beim Festhalten der Bissen, deren Weiterleitung zu den Molaren und beim Festhalten der Zitze. Spezialisationen sind selten. Erwähnt seien die Funktion als Hilfsorgan bei der Zerkleinerung der Nahrung myrmekophager Formen (Konvergenz: *Tachyglossus*, Pholidota, Myrmecophagidae) und ihre Rolle als Zungenschaber. Rückbildung ist extrem selten und stets sekundär (Delphine: Verschlingen ganzer Fische, Haltefunktion der zahlreichen spitzen Zähne; unter Pinnipedia nur bei *Hydrurga)*. Sonderanpassung bei Sirenen (Kauplatten bei *Rythina)*.

Im allgemeinen erweist sich das Gaumenfaltenmuster (Zahl, Form- und Anordnung) als außerordentlich konservativ und gattungs- oder artspezifisch. Soweit bekannt (Chiroptera, *Homo)* werden die Gaumenleisten embryonal in endgültiger Zahl angelegt. Rückbildung oder Vermehrung der Leisten im individuellen Lebensablauf kommt nicht vor.

Der Verfasser unterscheidet einen Primärtyp (etwa 8 quere, nach rostral konvexe Falten) und einen Staffeltyp (zahlreiche Falten folgen dicht hintereinander und können sich dachziegelartig überdecken). Bei beiden Typen kommen Reduktions- und Spezialisationsformen vor. Staffeltyp findet sich bei Lagomorpha, Artiodactyla, Mystacoceti, Tubulidentata, Perissodactyla, Proboscidea, Hyracoidea. Alle übrigen Ordnungen zeigen den Primärtyp. Eine Analyse ergibt, daß sich die Befunde gut in unsere Vorstellung von der Stammesgeschichte der Säugetiere einordnen lassen. An einigen Beispielen *(Praomys jacksoni — Pr. morio/tullbergi*, Wolf — Schakal) wird gezeigt, daß Einzelheiten des Gaumenreliefs auch für die Feinsystematik von Bedeutung sein können. Die individuelle Variabilität ist gering, muß aber für viele Formen noch an größeren Individuenzahlen überprüft werden. Die sehr sorgfältige Arbeit enthält eine Fülle neuer Beobachtungen und Gedanken und bietet erstmals eine Gesamtübersicht an großem Material. Das besprochene, bisher vernachlässigte Merkmal sollte bei taxonomischen Arbeiten über Säugetiere besser berücksichtigt werden.

D. STARCK, Frankfurt/M.

GEWALT, W.: **Der Weißwal.** Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 497. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen-Verlag 1976. Auslieferung durch J. Neumann-Neudamm KG, Melsungen. 232 S., 185 Abb., DM 23,70.

Gleichzeitig mit einem von Fischern in der Ostsee erbeuteten Weißwal gelangte dem Rezensenten das Büchlein von WOLFGANG GEWALT auf den „Schreibtisch", beides ein gleichermaßen seltenes Ereignis; in bezug auf das Heft der Brehm-Bücherei deshalb, weil bisher sich kaum jemand die Mühe gemacht hat, monographieartig die breit gestreute Literatur über eine Walart zusammenzufassen. In diesem Zusammenhang ist allerdings zu bedauern, daß die zitierte Literatur nur zum Teil im Schrifttumsverzeichnis genannt ist, so daß der interessierte Leser Schwierigkeiten hat, die Originalarbeiten zu finden.

Als Direktor des Duisburger Zoologischen Gartens und Beteiligter an der Fangaktion der dort gezeigten Weißwale, ist GEWALT berufen, über die zusammenfassende Darstellung spezieller Arbeiten hinaus Erkenntnisse und Erfahrungen über ökologische Ansprüche und Haltung in der Gefangenschaft beizusteuern.

Gerade heute, wo die Wale aus dem Diskussionsbereich um die Ernährungsbasis der Menschheit in den um die Erhaltung der Lebensräume und der Vielfalt tierischer Erscheinungsformen auf unserer Erde gerückt sind, ist eine derartige Arbeit besonders zu begrüßen und wird hoffentlich Anreiz für ähnliche Monographien über weitere Walarten sein.

W. SCHULZ, Kiel

EWER, R. F.: **Ethologie der Säugetiere.** Aus dem Englischen v. Dr. L. DE KOCK. Durchgesehen und überarb. v. Prof. Dr. P. LEYHAUSEN. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1976. 277 S., 13 Abb. im Text, 2 Tab. und 13 Fotos auf 8 Taf. Balacron brosch. DM 54,—.

Vielen Lesern dieser Zeitschrift wird die bereits 1968 erschienene Originalausgabe „Ethology of Mammals" bekannt sein. Die vorliegende Übersetzung ist im wesentlichen unverändert geblieben, da durch den Tod der Verfasserin eine Überarbeitung und Ergänzung nicht mehr möglich war. Dadurch fanden die Ergebnisse neuerer Verhaltensstudien an Säugetieren — insbesondere der Primaten — keine Berücksichtigung mehr. Dennoch muß dieses Buch zu den Standardwerken der Ethologie gezählt werden. Es ist nach wie vor die einzige zusammenfassende Darstellung des Säugetierverhaltens, so daß seine Übersetzung trotz der fehlenden Überarbeitung gerechtfertigt erscheint.

Es war die Absicht der Verfasserin, ethologische Grundbegriffe, die zum größten Teil nicht an Säugetieren erarbeitet worden sind, in ihrer Gültigkeit für diese Tiergruppe zu überprüfen. Weitere Anliegen waren, die stammesgeschichtlichen Aspekte der Verhaltensentwicklung aufzuzeigen und die sehr umstrittene Frage nach den angeborenen und erworbenen Anteilen im Verhalten der Säugetiere zu diskutieren. Diesen Zielsetzungen folgend werden verschiedene Funktionskreise wie Ernährung, soziale Organisationsformen, das territoriale und agonistische Verhalten und das Fortpflanzungsverhalten mit Werbung, Paarung, Jungenaufzucht und Spiel vergleichend behandelt. Alle Aussagen werden anhand zahlreicher Beispiele erläutert, die zu einem großen Teil auf eigenen Beobachtungen der Verfasserin basieren. In den letzten beiden Kapiteln findet die Diskussion ethologischer Theorien mit engem Bezug zu den Säugetieren besondere Berücksichtigung. Das alphabetisch geordnete Verzeichnis deutscher Artnamen, die umfangreichen Quellenangaben sowie das Autoren- und Stichwortverzeichnis am Schluß machen dieses Buch zu einem Nachschlagewerk, das nicht nur für wissenschaftlich orientierte Säugetierkundler von Interesse ist.

R. Löhmer, Hannover

Moynihan, M.: **The New World Primates.** Adaptive radiation and the evolution of social behavior, language and intelligence. Princeton University Press, 262 pp., 47 figs., Princeton, New Jersey: 1976. $ 16.00.

Trotz der Fülle des neueren Schrifttums über Primaten fehlt eine zusammenfassende Monographie über Neuweltaffen. Diese Lücke wird durch das Buch von Moynihan in hervorragender Weise geschlossen. Der Verfasser, als Ethologe gut bekannt, verfügt über vieljährige Feldbeobachtungen an Primaten in Mittel- und Südamerika. Er erweist sich in diesem Buch als Schriftsteller von Rang und verfügt über außergewöhnlich vollständige, genaue Kenntnis der Literatur (Schriftenverz. 24 S.). Das Buch ist trotz seines exakten, wissenschaftlichen Charakters auch für den Nicht-Spezialisten und für interessierte Laien gut lesbar. Ein einleitendes Kapitel gibt eine Übersicht über Klassifikation und Stammesgeschichte der Gruppe. Geographische und ökologische Zusammenhänge werden eingehend berücksichtigt. Der Abschnitt über „Naturgeschichte" ist nicht nach Arten aufgegliedert. Behandelt werden die Genera und insbesondere einzelne Populationen und Individuen, die beobachtet werden konnten. Dieser Beitrag umfaßt die Hälfte des Buches, bringt eine Fülle von Angaben über Verbreitung, Lokomotion, Populationsgröße, Habitat, Feinde, Ernährung usw. und enthält wichtige, neuere Angaben, (Verbreitung von *Callimico; Callithrix* bohrt Löcher mit den vorstehenden Schneidezähnen in Rinde, um Saft lecken zu können). Aus dem Abschnitt über Sozialverhalten und Gruppenorganisation ergibt sich, daß die Verhältnisse bei den fast ausschließlich arborikolen Platyrrhinen weniger komplex sind, als bei Altweltaffen.

Unter den Kommunikationssystemen ist das akustische am wichtigsten (zahlreiche Sonogramme!); neben dem taktilen und visuellen. Die olfaktorische Kommunikation wird leider nur sehr knapp erwähnt, obgleich bei Neuweltaffen komplexe Hautdrüsenorgane weit verbreitet sind und zweifellos eine viel größere Rolle als bei Altweltaffen spielen. Gleichzeitig besitzen Platyrrhinen ein funktionelles Jacobsonsches Organ.

Abschließend wird in kurzer Übersicht die Radiation und Entfaltung der madagassischen Lemuren und der Altweltaffen unter Berücksichtigung der ökologischen und geographischen Situation vergleichend behandelt und in gedrängter Form nochmals auf Hirnevolution, Evolutionsniveaus und Vokalisation eingegangen. Der Verfasser begründet hier seine Auffassung, daß menschliche Sprache direkt über primitivere Vokalisationssysteme und nicht über eine Phase der Gebärdensprache (Hypothese von Hewes 1973) entstanden sein dürfte. Das Buch ist reich bebildert, vorwiegend durch kennzeichnende Skizzen von Körperhaltungen.

Es handelt sich um eine höchst erfreuliche Neuerscheinung, die hoffentlich einen weiten Leserkreis findet. Sie bietet auch dem Spezialisten sehr viele neue Befunde und Anregungen und kann vorbehaltlos empfohlen werden.

D. Starck, Frankfurt/M.

---


*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · HEFT 5

Oktober 1977





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

## Inhalt



*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Herr Prof. Dr. M. Röhrs, Hannover.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.



*Fortsetzung 3. Umschlagseite*

---



Z. Säugetierkunde 42 (1977) 5, 265—320
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (5), 265—320 (1977)

# Zur Populationsentwicklung der Fledermäuse (Mammalia, Chiroptera) in der Bundesrepublik Deutschland unter besonderer Berücksichtigung der Situation im Rheinland[1]

Von H. Roer

*Aus dem Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn*

*Eingang des Ms. 28. 10. 1976*

## Einleitung

Von den 87 in der Bundesrepublik Deutschland nachgewiesenen Säugetierarten sind nach einer Aufstellung von Blab und Nowak (1976) acht ausgestorben, und 40 werden in ihrem Bestand als mehr oder minder stark bedroht angesehen. In der von den genannten Autoren zusammengestellten „Roten Liste" werden auch 21 Fledermausspecies aufgeführt, von denen zwei als „unmittelbar vom Aussterben bedroht" bezeichnet werden *(Rhinolophus ferrumequinum* und *R. hipposideros),* sechs gelten als „auf lange Sicht vom Aussterben bedroht" (*Myotis emarginatus, M. myotis, Eptesicus serotinus, Barbastella barbastellus, Plecotus auritus, Pl. austriacus)* und weitere elf sind „stark gefährdete Arten" *(Myotis mystacinus, M. brandti, M. nattereri, M. bechsteini, M. daubentoni, Vespertilio murinus, Ept. nilssoni, Nyctalus noctula, N. leisleri, Pipistrellus pipistrellus, P. nathusii).* Dieses würde bedeuten, daß, abgesehen von zwei Arten, *Miniopterus schreibersi* und *Myotis dasycneme,* die aller Wahrscheinlichkeit nach heute bei uns nicht zur Fortpflanzung kommen, alle 19 einheimischen Vermehrungsarten in ihrem Bestand bedroht sind.

Für den Schutz der Chiropteren werden heute in vielen europäischen Staaten beachtliche Anstrengungen unternommen, und dies nicht zuletzt deshalb, weil Fledermäuse vor allem in der Land- und Forstwirtschaft mithelfen, Insektenkalamitäten vorzubeugen. Aufwendungen für die Erhaltung und Unterschutzstellung von Fledermausquartieren haben somit nicht nur wissenschaftliche, sondern auch volkswirtschaftliche Bedeutung.

Angesichts der Gefahren für den Fortbestand unserer heimischen Fledermausfauna sind quantitative Bestandsanalysen mehr denn je erforderlich. Obwohl bereits Ausgang der 50er Jahre Fledermausberinger einen zunehmenden Bestandsschwund im mitteleuropäischen Raum feststellten, fehlt es bisher weitgehend an detaillierten Populationsdichte-Untersuchungen. 1960 legten Bezem et al. populationsstatistische Ergebnisse an sechs in Südlimburg (Niederlande) überwinternden Species vor, die allerdings, da auf Wiederfunden beringter Tiere beruhend, die „Ringmortalität" nicht berücksichtigen. Der zahlenmäßig belegte Rückgang war so eindrucksvoll, daß die zuständigen Naturschutzbehörden Maßnahmen zur Sicherung der südlimburgischen Winterquartiere einleiteten. Eine weitere, sieben Fledermausarten umfassende quantitative Bestandsanalyse für den Zeitraum von 1969—1973 legte Gaisler (1975) für die CSSR vor.

Im vorliegenden Beitrag wird zunächst die Bestandsentwicklung verschiedener

[1] Nach einem auf der 50. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 6. September 1976 in Kiel gehaltenen Vortrag.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 265—278

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

rheinischer Chiropteren seit den 60er Jahren aufgezeigt. Behandelt werden im wesentlichen die im Gebiet ehemals häufigsten Species, das Mausohr *(Myotis myotis)*, die Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)* und die beiden Langohren *(Plecotus auritus* und *Pl. austriacus)*. Es folgen die Ergebnisse aus anderen Teilen der Bundesrepublik.

Die Untersuchungen im Rheinland wurden durch den Landschaftsverband Rheinland wesentlich gefördert. Er übernahm dankenswerterweise auch die Absicherung und Erhaltung bedrohter Fledermausquartiere, so daß zahlreiche Fledermäuse gerettet werden konnten. Ich widme daher diesen Beitrag in Dankbarkeit dem kürzlich verstorbenen ehemaligen Leiter der Kulturabteilung des Landschaftsverbandes Rheinland, Herrn Landesrat a. D. Dr. Helmut Schaefer.

## Methode

Zu populationsdynamischen Untersuchungen eignen sich besonders solche Species, die kopfstarke Kolonien bilden und sich an ihren Hangplätzen oder beim abendlichen Ausflug abzählen lassen. Arten, die sich tagsüber in unzugänglichen Fels- oder Mauerspalten, Dachverkleidungen, Baumhöhlen und dergleichen verborgen halten, und die darüber hinaus nur kleine Kolonien bilden, scheiden für solche Erhebungen in der Regel aus.

Die vorliegenden Ergebnisse beziehen sich auf Auszählungen in Sommer- und Winterquartieren, wobei Wochenstubenkolonien besondere Berücksichtigung fanden, weil sie die Erfassung des Jungennachwuchses und der Jugendmortalität ermöglichen und somit Aussagen hinsichtlich der voraussichtlichen Bestandsentwicklung erleichtern.



*Abb. 1.* Kopfstarke Mausohr-Wochenstubenkolonien waren im Rheinland noch vor 15 Jahren durchaus keine Seltenheit, während heute viele Sommerquartiere nur noch schwach besetzt sind, ohne jedoch vollständig aufgegeben zu sein

An einer im Bereich der mittleren Ahr (Kr. Ahrweiler) ansässigen Wochenstubengesellschaft des Mausohrs wurden bis 1969 einmal jährlich Farbberingungen und Ringkontrollen vorgenommen; seither beschränken wir uns auf Auszählungen an den Hangplätzen, ohne die Tiere zu stören. Die Insassen kopfstarker Kolonien wurden zusätzlich anhand photographischer Aufnahmen ausgezählt (Abb. 1). Das Maximum adulter ♀ wird bei *Myotis myotis* gewöhnlich vor Beginn der Geburtsperiode, d. h. im Mai erreicht. Soweit möglich, habe ich die juvenilen und adulten Tiere getrennt ausgezählt. Dazu waren nächtliche Kontrollen der Hangplätze notwendig.

Auf die Beringung der Kleinen Hufeisennase haben wir gänzlich verzichtet, da diese Species die Unterarmberingung am wenigsten verträgt.

## Das rheinische Untersuchungsgebiet

Unser Kontrollgebiet umfaßt im wesentlichen die „alte Rheinprovinz", d. h. ein Gebiet, das von der niederrheinisch-niederländischen Grenze im Norden bis zur Nahe im Süden reicht, im Osten vom Verlauf des Rheins begrenzt wird und im Westen bis zur Staatsgrenze von Frankreich, Luxemburg, Belgien und den Niederlanden reicht. Einige wenige Kontrollpunkte liegen im Grenzgebiet des benachbarten Großherzogtums Luxemburg. Über die in diesem Raum zwischen 1945—1974 nachgewiesenen Species und deren Fundorte habe ich an anderer Stelle berichtet (Roer 1975).

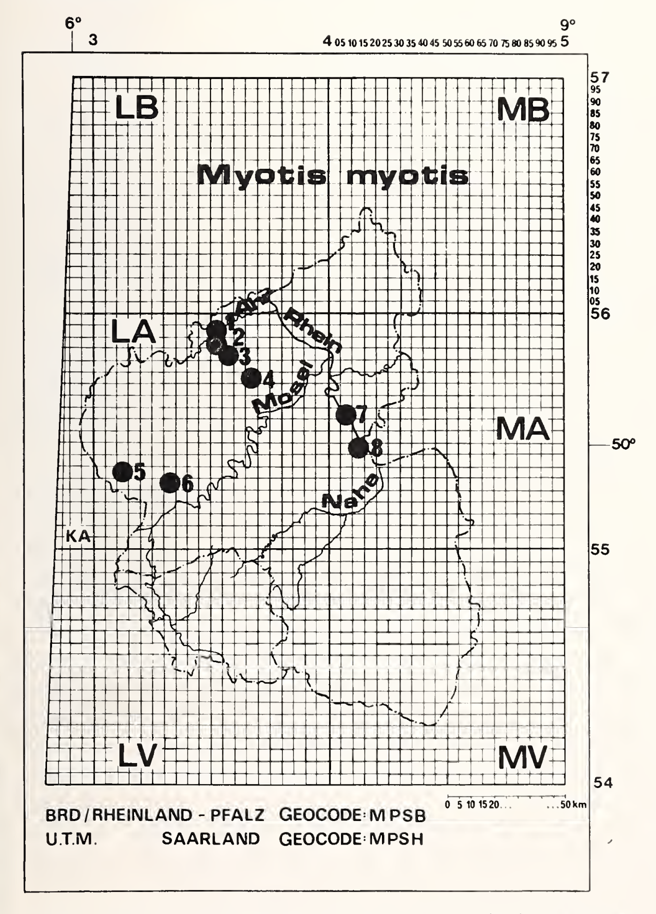



*Abb.* 2. Rheinland-pfälzische Wochenstubenkolonien von *M. myotis*, deren Populationsentwicklung vom Museum Alexander Koenig, Bonn, seit Jahren untersucht wird

## Ergebnisse

### Mausohr *(Myotis myotis)*

Die im Bereich der mittleren Ahr ansässige, auf 3 Wochenstuben verteilte Population steht seit 1961 unter unserer Kontrolle (Abb. 2, Nr. 1—3). Die Hangplätze befinden sich in niedrigen Dachböden, was eine exakte Auszählung sehr begünstigt. Die aufgestellten Thermohygrographen registrieren Raumtemperatur und Luftfeuchtigkeit während der Wochenstubenperiode; über die Jugendmortalität wird Tagebuch geführt. Die Ergebnisse dieser nunmehr 15jährigen Kontrollen sind in Abb. 3 und Tab. 1 zusammengefaßt. Danach hat sich der Bestand dieser Population von 393 Individuen (davon 210 Alttiere) im Sommer 1961 auf 105 (davon 60 Alttiere) im Jahre 1975 vermindert, was einen Bestandsrückgang auf 26,7

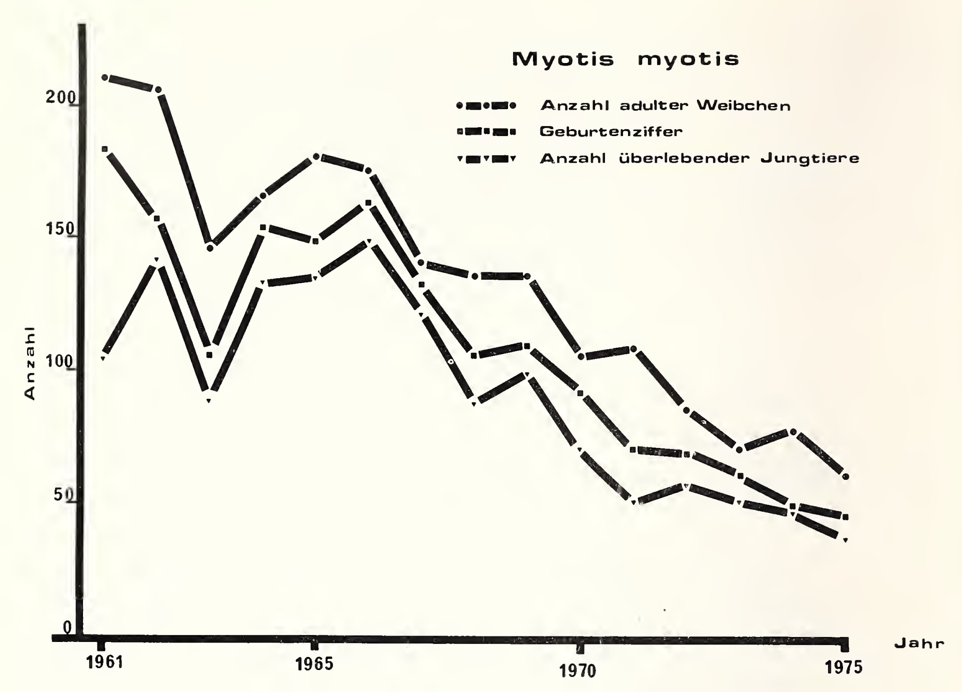



*Abb. 3.* Bestandsabnahme in einem aus drei Einzelquartieren bestehenden *myotis*-Wochenstubenverband im Gebiet der Eifel seit 1961

% bedeutet. Der starke Einbruch im Sommer 1963 und der nachfolgende Wiederanstieg der Kolonie erklärte sich aus dem vorübergehenden Abzug eines Teils der Population zu einem uns unbekannt gebliebenen Ausweichquartier.

Die Aufenthaltsorte dieser Mausohren im Winterhalbjahr sind, obwohl bis 1969 mehr als 1000 Alt- und Jungtiere beringt wurden, bisher weitgehend unbekannt geblieben. Nur einige wenige Rückmeldungen weisen auf im mittleren bis südlichen Rheinland gelegene Winterquartiere hin. Möglicherweise sucht ein Teil der Ahrtiere belgische Höhlen zur Überwinterung auf.

Daß sich die negative Bestandsentwicklung nicht auf diese Sommerpopulation beschränkt, ergaben Kontrollen in weiteren rheinischen Mausohr-Wochenstuben. Seit 1972 laufen quantitative Untersuchungen in 5 weiteren Wochenstubenkolonien, von denen 2 im Mittelrheingebiet und die übrigen im Raume Trier, Bitburg und Mayen liegen (Abb. 2, Nr. 4—8). Während zwischen den beiden mittelrheinischen Kolonien (Abb. 2, Nr. 7—8) und ebenso zwischen Kolonie Nr. 5 und 6 möglicherweise regelmäßige Überflüge stattfinden, ist ein Austausch von ♀ zwischen der Ahr-Population und der Trierer sowie Mittelrhein-Kolonie nach unseren Beringungsergebnissen auszuschließen. Die Ergebnisse dieser Kontrollen für den Zeitraum von 1972—1975 sind in Tab. 2 zusammengefaßt. Auch hier zeigt sich ein erheblicher, wenn auch von Jahr zu Jahr unterschiedlich starker Rückgang in der Besetzung der Wochenstuben. Überdurchschnittlich stark ging der Bestand in den beiden Mittelrheinquartieren zurück, obwohl hier weder Störungen durch den Menschen selbst nachgewiesen werden konnten, noch Dachrenovierungen erfolgt sind. Da keine Beringungen in diesen 5 Wochenstuben vorgenommen wurden, lassen sich keine Angaben über die Winterschlafplätze dieser Mausohren machen.

In Ergänzung zu diesen Wochenstubenkontrollen haben wir jedoch in den vergangenen 10 Jahren quantitative Erhebungen in rheinischen Winterquartieren durch-

*Tabelle 1*

**Bestandsentwicklung und Jugendmortalität eines an der mittleren Ahr ansässigen *myotis*-Wochenstubenverbandes**

| Jahr | 1961 | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1970 | 1971 | 1972 | 1973 | 1974 | 1975 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Anzahl | 393 | 361 | 250 | 300 | 328 | 343 | 272 | 240 | 244 | 196 | 178 | 153 | 130 | 126 | 105 |
| davon Alttiere | 210 | 205 | 145 | 165 | 180 | 175 | 140 | 135 | 135 | 105 | 108 | 85 | 70 | 77 | 60 |
| Rückgang (%) | — | 91,8 | 63,6 | 76,3 | 83,4 | 87,2 | 69,2 | 61,0 | 62,0 | 49,8 | 45,2 | 38,9 | 33,0 | 32,1 | 26,7 |
| Jugendmortalität (Anzahl) | 79 | 15 | 17 | 3 | 14 | 20 | 12 | 18 | 11 | 21 | 20 | 11 | 10 | 3 | 9 |
| Jugendmortalität (%) | 43,1 | 9,6 | 16,1 | 2,2 | 9,4 | 11,9 | 9,0 | 17,1 | 10,0 | 23,0 | 28,5 | 16,1 | 16,6 | 6,1 | 20,0 |

*Tabelle 2*

**Bestandsentwicklung und Jugendmortalität in 8 rheinland-pfälzischen Wochenstubenquartieren des Mausohrs (*Myotis myotis*)**

(vgl. Abb. 2)

| Quartier-Nr. | Kontroll-jahr | Maximal angetr. adulte | juvenile | Jugend-mortalität | Quartier-Nr. | Kontroll-jahr | Maximal angetr. adulte | juvenile | Jugend-mortalität |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 1972 | 25 | 24 | 5 | 1 | 1974 | 19 | 10 | 3 |
| 2 | | 38 | 30 | 2 | 2 | | 48 | 34 | — |
| 3 | | 22 | 14 | 4 | 3 | | 10 | 5 | — |
| 4 | | 57 | ca. 40 | 4 | 4 | | 80 | ? | 10 |
| 5 | | ca. 40 | ? | — | 5 | | ca. 23 | ? | — |
| 6 | | ca. 300 | ? | 29 | 6 | | ca. 45 | ca. 18 | 3 |
| 7 | | ca. 120 | ca. 50 | 2 | 7 | | ca. 80 | ? | — |
| 8 | | zus. ca. 140 | | 3 | 8 | | ca. 80 | ? | 5 |
| 1 | 1973 | 28 | 23 | 8 | 1 | 1975 | 24 | 20 | 2 |
| 2 | | 24 | 22 | 2 | 2 | | 36 | 25 | 7 |
| 3 | | 18 | 15 | — | 3 | | — | — | — |
| 4 | | ca. 55 | 34 | 9 | 4 | | 57 | ca. 30 | 1 |
| 5 | | ca. 40 | ? | 5 | 5 | | ca. 25 | ? | 1 |
| 6 | | ca. 130 | ? | 43 | 6 | | zus. 86 | | 5 |
| 7 | | zus. ca. 80 | | 4 | 7 | | 46 | 25 | 2 |
| 8 | | zus. ca. 80 | | 4 | 8 | | zus. ca. 40 | | — |

geführt (Tab. 3). Diese betreffen folgende Landschaftsräume: 1. Siebengebirge bei Bonn, 2. Ahrgebirge und 3. Nordeifel (ehemaliger Kreis Monschau). Kontrolliert wurde systematisch in den Wintern 1965/66, 1967/68, 1972/73 und 1975/76. Im Ablauf dieser 10 Jahre verminderte sich danach der in dort vorhandenen Stollensystemen registrierte Mausohrbestand von 24 auf 5 Individuen. Einen starken Rückgang melden auch ENGLÄNDER und JOHNEN (1971) aus dem Eifeler Mausohr-Überwinterungsquartier in Mendig. Während hier im Winter 1962/63 273 *M. myotis* registriert wurden, waren es am 27. 3. 1971 noch 87. Dies bedeutet einen Rückgang um fast 70 %.

*Tabelle 3*

**Fledermaus-Bestandsentwicklung in drei rheinischen Winterquartiergebieten von 1965/66 bis 1975/76**

| Jahr (Winter) | Siebengebirge bei Bonn | Mittlere Ahr | Nordeifel | Summe der Fledermäuse | *M. myotis* | *M. dasycneme* | *M. daubentoni* | *Plecotus* spec. | übrige Species |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1965/66 | 18 | 32 | 10 | 60 | 24 | 4 | 4 | 18 | 10 |
| 1967/68 | 18 | 18 | 12 | 48 | 16 | 1 | 7 | 15 | 9 |
| 1972/73 | 17 | 6 | 10 | 33 | 16 | 3 | 2 | 4 | 8 |
| 1975/76 | 11 | 7 | 8 | 26 | 5 | 4 | 9 | 3 | 5 |

## Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)*

Wie ich in einer früheren Arbeit ausführte, steht die Kleine Hufeisennase im Rheinland vor dem Aussterben (ROER 1972). Aus dem Hunsrück meldet SCHMAUS seit Aufnahme regelmäßiger Kontrollen im Winter 1949/50 einen nahezu kontinuierlichen Rückgang dieser in rheinischen Höhlen ehemals reichlich vertretenen Species (FELDMANN 1967). Das letzte Stück wurde von ihm im Winter 1963/64 registriert. Im Dezember 1975 suchte ich die Art im Baybachtal, dem bedeutendsten Kontrollgebiet von SCHMAUS, in ehedem gut besetzten Bergwerkstollen vergeblich. Demgegenüber traf ich im Gebiet der Eifel 1966 noch insgesamt 32 Individuen in Sommer- und Winterquartieren an (Abb. 4). Seither ging der Bestand auch hier nachweislich stark zurück (Abb. 5). 1976 fanden wir lediglich noch ein Sommerquartier mit 3 Individuen besetzt, von denen ein beringtes Exemplar ein Mindestalter von 13 Jahren erreicht hat. Junge wurden in diesem Quartier schon seit Jahren nicht mehr registriert.

Der Bestand einer den Eifeltieren benachbarten Luxemburger *hipposideros*-Wochenstubenkolonie ist ebenfalls stark rückläufig. Wie aus Abb. 5 hervorgeht, verminderte sich diese von ca. 40 ad. im Sommer 1969 auf 12 im Jahre 1976. Da sich hier in den letzten Jahren kein Nachwuchs einstellte, scheint auch diese Kolonie dem Aussterben nahe zu sein.

## Langohren *(Plecotus auritus* und *austriacus)*

Im Rheinland nahmen die beiden Langohren nach unseren Beobachtungen noch Anfang der 60er Jahre zahlenmäßig zusammen den 3. Platz ein. Im Gebiet der mittleren Ahr stehen seit 1964 3 *auritus*- und 2 *austriacus*-Wochenstubenkolonien unter unserer Kontrolle. Weitere 4 Quartiere (je 2 *Pl. auritus* und *Pl. austriacus* betreffend) verteilen sich auf das übrige Gebiet der Eifel, und eine 5. 1975 entdeckte Kolonie — es handelt sich um eine *austriacus*-Wochenstube — liegt an der unteren Nahe. Mindestens 6 dieser Sommerquartiere (je 3 *auritus* und *austriacus*



*Abb. 4.* Die Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)*, vor 10 Jahren im Rheinland noch in einigen Dachböden in kleiner Stückzahl anzutreffen, steht hier heute unmittelbar vor dem Aussterben

betreffend) sind inzwischen verwaist. Da Langohren störungsempfindlicher als z. B. Mausohren sind, ist zwar die Möglichkeit der Abwanderung einzelner Kolonieinsassen zu benachbarten Quartieren nicht auszuschließen, doch kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die rheinischen Langohrfledermäuse stark zurückgegangen sind. Zum Vergleich seien auch hier Kontrollergebnisse aus Überwinterungsquartieren wiedergegeben. In Tab. 3 sind die in den bereits genannten rheinischen Kontrollgebieten in den Wintermonaten der Jahre 1965/66, 1967/68, 1972/73 und 1975/76 festgestellten *Plecotus* angegeben. Daraus ergibt sich ein Rückgang von 18 auf 3 Individuen innerhalb von 10 Jahren.

## Weitere Arten

Im nördlichen Rheinland ist die Zwergfledermaus *(Pipistrellus pipistrellus)* weit verbreitet und hier vorzugsweise in Ortschaften anzutreffen. Im Spätsommer, nach Auflösung der Wochenstubengesellschaften, kann es hier sogar zu Massenansamm-

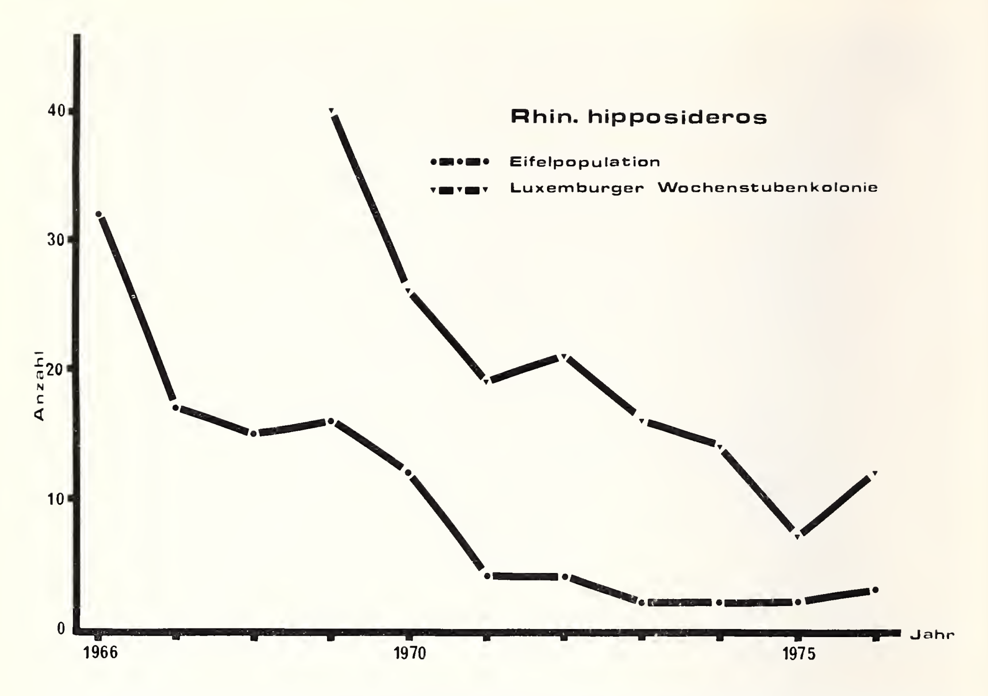



*Abb. 5.* Bestandsentwicklung einer Eifelpopulation und einer luxemburgischen Wochenstubenkolonie der Kleinen Hufeisennase seit 1966

lungen kommen, an denen sowohl Jung- als auch Alttiere beteiligt sind. In solchen eingehend untersuchten Zwischenquartieren traf ich im Zentrum einer Großstadt von 1970—1976 die in Tab. 4 zusammengefaßten *P. pipistrellus* an. Bisher kennen wir weder die Wochenstuben- noch Winterquartiere dieser Population, noch lassen sich Angaben über die Besiedlungsdichte in dieser rheinischen Stadt machen. Wiederfunde beringter Stücke weisen jedoch auf Überflüge zu belgisch-niederländischen Zwergfledermaus-Vorkommen hin. Braaksma (1973) ordnet *P. pipistrellus* in den Niederlanden den wenigen Species zu, deren Bestand z. Z. nicht gefährdet ist.

Schwierig zu beurteilen ist auch die Populationsentwicklung anderer Arten, z. B. der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)*, deren Winterfunde sich bei uns auf die nördliche Eifel beschränken. Unsere rheinischen *daubentoni*-Nachweise aus 4 Wintern sind in Tab. 3 aufgeführt. Danach steht der Winter 1975/76 mit 9 Funden an der Spitze. Von der ebenfalls nur in der nördlichen Eifel überwinternd angetroffenen Teichfledermaus *(Myotis dasycneme)* lagen sowohl 1965/66 als auch 10 Jahre später 4 Nachweise vor (Tab. 3). Bei den übrigen Species *(Myotis mystacinus, M. nattereri* und *M. emarginatus)* ergibt sich nach dieser Aufstellung eine Bestandsabnahme von 10 auf 5 Individuen.

*Tabelle 4*

**In einer rheinischen Großstadt von 1970 bis 1976 im Spätsommer nachgewiesene Zwergfledermäuse *(Pipistrellus pipistrellus)***

| Jahr | Anzahl |
|---|---|
| 1970 | 75 |
| 1971 | 82 |
| 1972 | ca. 39 |
| 1973 | ca. 793 |
| 1974 | 232 |
| 1975 | 65 |
| 1976 | 353 |
| Summe | ca. 1639 |

## Bestandsentwicklung in anderen Teilen der Bundesrepublik

### Mausohr (*Myotis myotis*)

In einem der wenigen bekannten mitteleuropäischen Fledermaus-Massenwinterquartiere, dem Hohlloch bei Weißenburg in der Frankenalb, waren nach GAUCKLER und KRAUS (1963) im März 1951 sowie im Februar 1958 und 1961 ca. 3500 und im März 1962 sogar 4500 Mausohren anwesend. Wiederfunden beringter Tiere zufolge erstreckt sich das Einzugsgebiet dieser Population kreisförmig um dieses Winterquartier, reicht aber im Sektor E—S weiter, und zwar bis Regensburg und über Ingolstadt hinaus und somit weit ins Donautal hinein. Offensichtlich hat sich diese Population rapide vermindert. Im Schreiben vom 5. 2. 1976 teilte mir Herr SCHAAF (Naturhistorische Gesellschaft Nürnberg, Abteilung für Karstforschung) mit, bei einer Befahrung am 24. 1. 1976 seien in dieser Karsthöhle nur noch 250—300 *M. myotis* angetroffen worden. Selbst wenn man davon ausgeht, daß sich im Hohlloch der maximale Überwinterungsbestand erst im März nachweisen läßt und nach KRAUS (briefl. Mitt. v. 12. 2. 1976) gegenwärtig noch mit 400—500 Individuen zu rechnen ist, bedeutet dies einen Bestandsrückgang auf 8,8—11,1 % innerhalb von 15 Jahren.

Über die Bestandsentwicklung des Mausohrs in der Spandauer Zitadelle zu Berlin lassen sich Rückschlüsse aufgrund der Untersuchungen von EISENTRAUT (1960), KLAWITTER (1972), SCHULTZ (1967) und WENDLAND (1971) ziehen. In den Jahren 1933 bis 1935 trafen EISENTRAUT und im Winter 1962/63 WENDLAND hier „einige hundert" Überwinterer an. Wenn SCHULTZ im Winter 1966/67 nur noch maximal 45 und KLAWITTER 1972/73 noch 43 Individuen nachweisen konnten, so dürften Renovierungsarbeiten und Begehungen durch Touristen diesen Rückgang zwar mitverursacht, keinesfalls jedoch allein verschuldet haben. Es sei hier zur Erklärung dieser Bestandsentwicklung auf Untersuchungen an die im benachbarten Rüdersdorfer Kalkbergwerk überwinternden Mausohren verwiesen, die nach Wiederfunden beringter Tiere mit den in der Zitadelle ansässigen Überwinterern in Verbindung stehen. In den 30er Jahren stellte EISENTRAUT hier in mehreren Wintern 4000—5000 *M. myotis* fest. Diese Population ist nach HAENSEL (1974) bis zum Winter 1966/67 auf knapp 900 und bis 1971/72 auf ca. 650 Individuen zurückgegangen, was eine Abnahme auf nunmehr 13 % des maximal nachgewiesenen Bestandes bedeutet. Allerdings muß hier die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, daß dieser Rückgang durch Hangplatzverlagerung auf neu entstandene, den Kontrolleuren nicht zugängliche Ruheplätze innerhalb dieses Kalkbergwerkes mitverursacht sein könnte (HAENSEL 1974).

*Tabelle 5*

**Rückgang des Jungennachwuchses beim Mausohr (*M. myotis*) in Wochenstuben des Oldenburger Landes nach Untersuchungen von Havekost (Roer und Krzanowski 1976)**

Die Angaben beziehen sich jeweils auf das erste und letzte Kontrolljahr

| Ort | Sommer | Jungen-nachwuchs |
|---|---|---|
| Wildeshausen | 1952 | 47 |
| | 1961 | 5 |
| Huntlosen | 1954 | 39 |
| | 1966 | 5 |
| Schloß Hagenburg | 1956 | 26 |
| | 1959 | 3 |

Im Oldenburger Land hat HAVEKOST in den 50er und 60er Jahren Beringungen in einigen *myotis*-Wochenstubenquartieren

vorgenommen und dabei die in Tab. 5 wiedergegebene Jungennachwuchsrate ermittelt. Im benachbarten Holland sind nach BRAAKSMA und WIJNGAARDEN (1971) zwar mit einer Ausnahme alle bekannt gewordenen *myotis*-Wochenstuben noch besetzt, doch hielt sich in den unter Kontrolle stehenden Winterquartieren 1969 nur etwa noch 1/3 des von BELS (1952) ermittelten Bestandes auf.

## Kleine Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)*

Diese Species ist nicht nur in der Bundesrepublik, sondern auch in anderen Teilen Mitteleuropas in den letzten Jahrzehnten stark zurückgegangen. Das geht aus einem Überblick hervor, den FELDMANN auf der Grundlage von Rückfragen 1967 gab. Im nordbayerischen Raum hielten sich danach im Winterhalbjahr 1964/65 mehr als 10 Tiere nur noch in einigen wenigen, früher reichlich besetzten Höhlen auf; ca. 15 fand ISSEL im Großen Schulerloch (Altmühltal) und KRAUS 18 in einer Höhle bei Alfeld, 22 bei Muggendorf/Ofr. und 11 bei Streitberg (Kr. Ebermannstadt). Angaben aus neuerer Zeit sind bisher nicht publiziert worden.

Aus Westfalen datiert der letzte *hipposideros*-Fund vom 6. 3. 1965 (Bilsteinhöhle, Kr. Arnsberg) (FELDMANN 1975), und in Niedersachsen fand RÜHMEKORF die letzten Stücke am 19. 2. 1961 bei Eschershausen/Ith (2♂) und am 30. 3. 1963 in Springe/Deister (1 ♂) (ROER und KRZANOWSKI 1976). Der nördlichste deutsche Fundort liegt demnach gegenwärtig im Raum Cochem an der Mosel.

## Breitflügelfledermaus *(Eptesicus serotinus)*

Das Vorkommen der Breitflügelfledermaus konzentriert sich auf die norddeutsche Tiefebene. Aus den übrigen deutschen Ländern liegen nur Einzelnachweise vor. So kennen wir aus dem Rheinland seit 1945 nur 4 Fundorte; Wochenstubennachweise fehlen gänzlich.

Eingehend hat sich HAVEKOST mit der Biologie dieser Species im Oldenburger Land befaßt. Nach seinen Angaben aus den Jahren 1953—1966 ist die Bestandsentwicklung hier stark rückläufig, wie die in Tab. 6 wiedergegebene Aufstellung aus den 5 kopfstärksten Wochenstubenquartieren belegt.

*Tabelle 6*

**Rückgang der Breitflügelfledermaus *(Eptesicus serotinus)* im Oldenburger Land nach Untersuchungen von Havekost in Wochenstubenquartieren (Roer und Krzanowski 1976)**

Die Angaben beziehen sich jeweils auf das erste und letzte Kontrolljahr

| Ort | Sommer | Koloniestärke (nach Beringungsanzahl) |
|---|---|---|
| Lohne | 1955 | 65 |
| | 1964 | 3 |
| Sandkrug | 1955 | 55 |
| | 1966 | 1 |
| Raum Augustfehn | 1953 | 54 |
| | 1965 | 16 |
| Holdorf | 1955 | 34 |
| | 1964 | 1 |
| Augustendorf | 1955 | 19 |
| | 1963 | 2 |

## Langohren *(Plecotus auritus* und *austriacus)*

Zur Bestandsentwicklung von diesen beiden *Plecotus*-Arten in der Bundesrepublik ist wenig bekannt, was nicht verwundert, wenn man bedenkt, daß sie nur kleine Wochenstubengesellschaften bilden, solitär und vielfach in tiefen Gesteinsspalten über-

wintern und allgemein eine sehr versteckte Lebensweise führen. Auf einen „starken" Rückgang weist lediglich BRAAKSMA in seinem 1971 veröffentlichten Bericht über die Bestandsentwicklung der Chiropteren im benachbarten Holland hin, dem umfangreiche Dachbodenkontrollen zugrundeliegen.

## Diskussion

Das vorliegende Zahlenmaterial berücksichtigt zwar nur einige wenige Landschaftsräume der Bundesrepublik, doch kann kein Zweifel daran bestehen, daß die deutschen Fledermäuse insgesamt bedroht sind. Von den ehemals sowohl in Sommer- wie auch Winterquartieren häufig vertretenen Species sind vor allem zwei, die Kleine Hufeisennase und das Mausohr stark zurückgegangen. Während nach meinen rheinischen Befunden für *Rh. hipposideros* keine Chancen für eine Erholung der noch vorhandenen Restpopulationen bestehen, weil der Jungennachwuchs bereits seit Jahren völlig ausbleibt, stehen die Bedingungen für *M. myotis* günstiger, weil die in den Wochenstuben ansässigen Muttertiere noch alljährlich Nachwuchs aufziehen. Die Jugendmortalität kann hier allerdings beträchtliche Ausmaße erreichen, vor allem in Jahren kühler Frühsommerwitterung (ROER 1973). Beim Mausohr läßt sich also die Wahrscheinlichkeit noch nicht ausschließen, daß sich die Art auf ein niedriges Niveau einpendelt.

Im Rheinland nahm der Fledermausrückgang in den vergangenen Jahren sowohl in Sommer- als auch Winterquartieren einen im ganzen kontinuierlichen Verlauf; ein abrupter, etwa durch Massenvernichtung bewirkter Populationszusammenbruch konnte nirgendwo nachgewiesen werden. Verschiedene Autoren melden einen sich über längere Zeit hinziehenden jährlichen Rückgang von etwa 10 %. In einer Eifeler *myotis*-Population verminderte sich der Wochenstubenbestand auch nach Ausschaltung jeglicher äußeren Störung um diesen Betrag. Da die ♀ überwiegend wochenstubentreu sind, führten diese Einbußen jedoch bisher im allgemeinen nicht zur Aufgabe von Wochenstubenquartieren.

Obwohl die Ursachen dieses Rückgangs vielschichtig sind, kann kein Zweifel daran bestehen, daß abnehmendes Nahrungsangebot und Beseitigung von bzw. Störungen in den Quartieren diese Entwicklung nachhaltig beeinflußt hat. Gefährdet erscheinen vor allem in Industriegebieten, menschlichen Ballungsräumen und Zonen besonders intensiv betriebener Landwirtschaft (Pestizidanwendung) ansässige Chiropteren.

Im Rheinland, wo ich in den letzten 10 Jahren im Zusammenhang mit Kartierungen von Fledermaus-Vorkommen zahlreiche Lokalitäten kontrolliert habe, traf ich Chiropteren auf ihren nächtlichen Jagdflügen vorzugsweise im Bereich von Wasserflächen an. Selbst in kühlen Nächten war hier das Angebot an fliegenden Insekten noch erheblich. Es konnten folgende Species nachgewiesen werden: *Myotis daubentoni, M. mystacinus, M. brandti, Pipistrellus pipistrellus* und *Nyctalus noctula*. In Dänemark fing ich weiter *M. nattereri* über dem Wasser. Nach VOÛTE (1972) jagt ferner *M. dasycneme* über Wasserflächen. Von den genannten Species werden in der Literatur *daubentoni* und *dasycneme* den mehr oder minder ausschließlich über dem Wasser jagenden Arten zugeordnet. Vergleicht man nun die Populationsentwicklung dieser beiden Arten mit derjenigen anderer Species (z. B. Mausohr, Langohren, Hufeisennasen), so fällt auf, daß Wasser- und Teichfledermäuse ihren Bestand bisher weitgehend halten konnten. *M. daubentoni,* eine in der norddeutschen Tiefebene sowie in Südskandinavien (Dänemark) recht häufige Art, hat gebietsweise offenbar sogar zugenommen. So ergab eine Untersuchung von HAENSEL (1973), daß der *daubentoni-Bestand* in den Kalkstollen von Rüdersdorf bei Berlin sich von 1945 bis 1970/71 fast verzehnfachte. Während EISENTRAUT 1945 im Januar

hier etwa 300 Überwinterer antraf, schätzt HAENSEL den gegenwärtigen Bestand auf etwa 3000 Individuen. Für die Teichfledermaus stellte VOÛTE in einer detaillierten ökologischen Studie fest, daß die friesländischen Wochenstubenquartiere trotz Veränderungen in den Nahrungsbiotopen (Abwassereinleitung in Gräben) in den Niederlanden bisher keine Einbußen erlitten haben (VOÛTE 1972).

Über die gegenwärtige Populationsentwicklung in anderen europäischen Ländern liegt nur die bereits zitierte Untersuchung aus der CSSR vor. GAISLER faßt seine Ergebnisse von Erhebungen, die er von 1969—1973 in 15 über das ganze Land verteilten Winterquartieren anstellte und bei denen 3808 Individuen in 18 Arten nachgewiesen wurden, wie folgt zusammen: "In the course of the census there was a drop in the abundance in the species of the genus *Rhinolophus* and in *M. myotis, M. blythi, M. emarginatus,* and *B. barbastellus; ...*" "An increase in abundance was registered for *M. mystacinus, M. brandti, M. nattereri, M. daubentoni, E. nilssoni, M. schreibersi, P. auritus,* and *P. austriacus.*"

Da Vergleichskontrollen in außerhalb Mitteleuropas gelegenen Ländern bisher nicht vorgenommen wurden, habe ich 1973 in zwei räumlich weit auseinanderliegenden Landschaftsräumen Europas Paralleluntersuchungen eingeleitet[2], deren erste vorläufige Ergebnisse hier kurz zusammengefaßt werden sollen. Das eine Versuchsgebiet bezieht sich auf ein bereits in den 50er Jahren von EGSBAEK untersuchtes Vorkommen vorwiegend der Wasserfledermaus in Mitteljütland (Dänemark), das später von EGSBAEK und mir gemeinsam kontrolliert wurde, das andere hingegen auf verschiedene Karsthöhlen in Nordgriechenland. Im südlichen Skandinavien stehen zwei Kontrollquartiere zur Verfügung. Im ersten, bei Aalborg gelegenen, in dem EGSBAEK am 30. 12. 1959 und 1. 4. 1960 zusammen 183 vorwiegend *M. daubentoni* und *M. nattereri* und im darauf folgenden Winter an zwei Kontrolltagen zusammen 166 Wasser- und Fransenfledermäuse zur Beringung eintragen konnte (EGSBAEK und JENSEN 1963), traf ich 1975 noch 92 Überwinterer an. Der Bestand ist hier folglich innerhalb von 15 Jahren um etwa 50 % zurückgegangen. Die entsprechenden Daten vom zweiten Kontrollpunkt, von dem Aufzeichnungen EGSBAEKS nicht vorliegen,

*Tabelle 7*

**Artenzusammensetzung und Populationsdichte in vier Karsthöhlen Nordgriechenlands ansässiger Fledermäuse**

| Kontrollhöhle | Raum Thessaloniki | Raum Kavalla | Raum Komotini | Raum Didimotichon |
|---|---|---|---|---|
| Species | *M. emarginatus*<br>*M. schreibersi*<br>*Rh. euryale*<br>*Rh. mehelyi* | *M. emarginatus*<br>*Rh. euryale*<br>*Rh. mehelyi*<br>*Rh. ferrum-equinum* | *M. myotis*<br>*M. oxygnathus*<br>*M. cappaccini*<br>*M. schreibersi*<br>*Rh. euryale*<br>*Rh. mehelyi* | *M. oxygnathus*<br>*M. cappaccini*<br>*M. schreibersi*<br>*Rh. euryale*<br>*Rh. mehelyi* |
| Anzahl festgestellter Individuen | | | | |
| April 1973 | ca. 640 | ca. 170 | ca. 1980 | — |
| Mai 1974 | 869 | 382 | 2336 | — |
| Mai 1976 | 982 | 553 | 2620 | 2860 |

[2] Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

lauten (jeweiliger Kontrollpunkt Anfang bis Mitte Oktober) für den Winter 1969/70 15 Individuen, 1972/73 6 Individuen und 1975/76 19 Individuen.

Aus Nordgriechenland stehen dreijährige Auszählungen aus drei Massenquartieren zur Verfügung. Mit der Hinzunahme eines 4. Kontrollpunktes im Frühsommer 1976 verteilen sich die Quartiere gleichmäßig über Mazedonien und Thrazien. Tab. 7 gibt einen Überblick über die hier nachgewiesenen Species und deren Populationsdichte. In diesen Zahlen sind Jungtiere nicht enthalten. Der im Vergleich zum 1. Kontrolljahr 1973 starke Anstieg im darauf folgenden Jahr dürfte seine Ursache vor allem in dem unterschiedlichen Beobachtungszeitpunkt haben. Offenbar sind die Kolonien in der zweiten Aprilhälfte noch nicht vollzählig, sondern erst im Mai. Aber selbst dann scheinen noch erhebliche Abweichungen in der Besetzung dieser Massenquartiere aufzutreten. Die Populationsentwicklung dieser nordgriechischen Höhlenfledermäuse läßt sich erst beurteilen, wenn Auszählungen aus weiteren Jahren vorliegen. Hervorgehoben sei jedoch der im Vergleich zum mitteleuropäischen Raum wesentlich höhere Fledermausbestand im südöstlichen Europa, was seine Ursache in dem dort vorhandenen hohen Insektenangebot haben dürfte.

## Zusammenfassung

Planmäßige Bestandserfassungen an Wirbeltieren sind angesichts der Bedrohung der Bestände vieler Arten unumgänglich geworden. 1961 habe ich mit entsprechenden Untersuchungen an rheinischen Fledermäusen begonnen und dabei auch dem Aspekt der Wirkungsanalyse Beachtung geschenkt. Es wird die Bestandsentwicklung verschiedener Species zahlenmäßig belegt und erläutert. Ein aus drei Quartieren bestehender Wochenstubenverband des Mausohrs *(Myotis myotis)*, der sich im Sommer 1961 aus 393 Individuen zusammensetzte, ging innerhalb eines Zeitraumes von 15 Jahren auf 26,7 % zurück, und in einem Massenwinterquartier der Frankenalb/Nordbayern, wo im März 1962 4500 Mausohren angetroffen wurden, hielten sich im Winterhalbjahr 1975/76 noch 400—500 Individuen auf (Rückgang auf 8,8—11,1 %). Katastrophal ist auch der Bestandsschwund bei der Kleinen Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)* in Mitteleuropa. Während 1966 z. B. im Rheinland in fünf Quartieren noch zusammen 32 Individuen ansässig waren, verminderte sich der Bestand bis 1976 auf drei Tiere. In einigen Teilen Deutschlands ist *Rh. hipposideros* offenbar bereits ausgestorben. Der nördlichste Fundort der Bundesrepublik liegt gegenwärtig an der unteren Mosel. Wie weitere Befunde ausweisen, sind jedoch nicht sämtliche mitteleuropäischen Arten unmittelbar bedroht.

## Summary

*Population development of bats (Mammalia: Chiroptera) in the Federal Republic of Germany with particular reference to the Rhineland*

Regular stock checks of vertebratae have become absolutely essential in view of the threat to many species. I began surveys of this type in respect of Rhinish bats in 1961, paying particular attention to effect analysis. Developments in regard to various species were numerically recorded and commented on. A nursery colony of mouse-eared bats *(Myotis myotis)* consisting of three quarters which, in 1961, comprised 393 members, dropped by 26.7 % within a period of 15 years; in a large winter quarter in the Frankenalb/North Bavaria, where 4500 mouse-eared bats were counted in March 1962, the number had reduced to 400—500 by the winter of 1975/76, (i. e. a drop of 8.8—11.1 %). The decline in the population of the lesser horseshoe bat *(Rhinolophus hipposideros)* in Central Europe in catastrophic. Of the total of 32 of this species in five quarters in the Rhineland in 1966, for example, there are now only 3. In some parts of the Federal Republic of Germany the *Rh. hipposideros* has apparently died out. The most northerly location in the Federal Republik at present is on the Lower Moselle. As further investigations have proved, however, not all Central European species are directly threatened.

## Literatur


BELS, L. (1952): Fifteen years of bat banding in the Netherlands. Maastricht: C. V. Druckerei Cl. Goffin.

BEZEM, J. J.; SLUITER, J. W.; HEERDT, P. F. van (1960): Population Statistics of five Species of the Bat Genus *Myotis* and one of the Genus *Rhinolophus*, Hibernating in the Caves of S. Limburg. Arch. Neerlands. Zool. **13**, 511—539.

BLAB, J.; NOWAK, E. (1976): Rote Liste der in der Bundesrepublik Deutschland gefährdeten Tierarten. Teil 1: Wirbeltiere, ausgenommen Vögel (1. Fassung). Natur und Landschaft **51**, 34—38.

BRAAKSMA, S. (1971): Zur Bestandsentwicklung der Fledermäuse in den Niederlanden. Myotis **9**, 18.

— (1973): Some Details about the Occurrence of Bats in Summer- and Winter-Resorts in the Netherlands and about the Risks caused by Woodpreservation Activities in Buildings. Period. biol. Zagreb **75**, 125—128.

BRAAKSMA, S.; Wijngaarden, A. VAN (1971): Zal de Vale vleermuis *(Myotis myotis)* zich in Nederland kunnen handhaven? De Levende Natuur **74**, 41—45.

EGSBAEK, W.; JENSEN, B. (1963): Results of bat banding in Denmark. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. **125**, 269—296.

ENGLÄNDER, H.; JOHNEN, A. G. (1971): Untersuchungen in einem rheinischen Fledermauswinterquartier. Decheniana, Beih. 18, 99—108.

EISENTRAUT, M. (1960): Die Wanderwege der in der Mark Brandenburg beringten Mausohren. Bonn. zool. Beitr. Sonderh. **11**, 112—123.

FELDMANN, R. (1967): Bestandsentwicklung und heutiges Areal der Kleinhufeisennase, *Rhinolophus hipposideros* (Bechstein, 1800), im mittleren Europa. Säugetierkundl. Mitt. **15**, 43—49.

— (1975): Zur Verbreitung der Fledermäuse in Westfalen 1945—1975. *Myotis* **12**, 3—20.

GAISLER, J. (1975): A Quantitative Study of some Populations of Bats in Czechoslovakia (Mammalia: Chiroptera). Acta Sci. Nat. Acad. Sci. Boh. Brno **9**, 2—44.

GAUCKLER, A.; KRAUS, M. (1963): Über ein Massenquartier winterschlafender Mausohren *(Myotis myotis)* in einer Höhle der Frankenalb. Bonn. zool. Beitr. **14**, 187—205.

HAENSEL, J. (1973): Über die Saisonwanderung der Wasserfledermäuse, *Myotis daubentoni* (Leisl.), ausgehend vom Massenwinterquartier Rüdersdorf (Mammalia, Chiroptera). Zool. Abhandl. Museum Dresden **32**, 249—255.

— (1974): Über die Beziehungen zwischen verschiedenen Quartiertypen des Mausohrs, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797), in den brandenburgischen Bezirken der DDR. Milu, Leipzig, **3**, 542—603.

KLAWITTER, J. (1972): Die Bedeutung des Fledermauswinterquartieres Spandauer Zitadelle und dessen Bestandsentwicklung bis 1972. Berliner Naturschutzblätter **16**, 609—613.

ROER, H. (1972): Zur Bestandsentwicklung der Kleinen Hufeisennase (Chiroptera, Mam.) im westlichen Mitteleuropa. Bonn. zool. Beitr. **23**, 325—337.

— (1973): Über die Ursachen hoher Jugendmortalität beim Mausohr, *Myotis myotis* (Chiroptera, Mam.). Bonn. zool. Beitr. **24**, 332—341.

— (1975): Zur Verbreitung der Fledermäuse im Rheinland von 1945—1974. Myotis **12**, 21—43.

ROER, H.; KRZANOWSKI, A. (1976): Zur Verbreitung der Fledermäuse Norddeutschlands (Niedersachsen, Bremen, Hamburg und Schleswig-Holstein) von 1945—1975. Myotis **13**, 3—43.

SCHULZ, V. (1967): Fledermausbeobachtungen in der Spandauer Zitadelle. Berliner Naturschutzblätter **11**, 199—203.

VOÛTE, A. M. (1972): Bijdrage tot de Oecologie van de Meervleermuis, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825). Grosfeld-Offset, Berlicum (N. Br.), Niederlande.

WENDLAND, V. (1971): Die Wirbeltiere West-Berlins. Sitzungsberichte Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, N. F. **11**, 5—128.


*Anschrift des Verfassers:* Dr. HUBERT ROER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150—164, D-5300 Bonn 1

# An annotated inventory of three small collections of Nigerian Microchiroptera (Mammalia, Chiroptera)

By W. Bergmans

*Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam*

*Receipt of Ms. 14. 4. 1977*

## Introduction

From the 21st of June till the 31st of August, 1976, the author collected bats in Nigeria for the Zoölogisch Museum in Amsterdam (ZMA) and had the opportunity to study the bat collections present in the Zoology Museum of the University of Ibadan (ZMUI), and in the Natural History Museum of the University of Ife (NHMI). Although attention was focused on Megachiroptera, some Microchiroptera were collected along, as well as data on those in the two mentioned Nigerian collections.

The aim of this paper is to give a combined survey of the Nigerian Microchiroptera in these three otherwise unknown collections, and to discuss in some detail the more noteworthy specimens.

## Methods

Most of the NHMI and ZMUI specimens had been preserved whole, in spirit, and were identified with The Bats of West Africa (Rosevear 1965) as the only easily available reference work there. As I have not been able to study their skulls and teeth in detail, nor to consult other literature, I have not been able to work out the more complex taxonomical problems offered by some of the taxa concerned. Much for the same reasons I have refrained from subspecific identification in most cases. The NHMI collection is of particular interest because, although the bulk of it has been collected by D. R. Rosevear, it was not available to him at the time when he compiled his book "The Bats of West Africa", nor did he possess any notes on dit, as he kindly informed me (in lit. 20-X-1976). Of course, the ZMA specimens cited in this study have been examined in detail.

In the following account CNHM = Chicago Natural History Museum, E = ear length measured from the tip to the insertion of the outer margin, F = field number, Fa = forearm length, Gsl = greatest skull length, not including incisors, and W = weight in grams. All measurements are in mm and were taken by the author.

Unless otherwise stated, specimens are whole and in spirit. Where certain data are not mentioned, they could not be ascertained. However, all ZMUI specimens without locality are allegedly from the Campus of the University of Ibadan (J. Fagbohunmi, in verbis), and where no collector is mentioned for ZMA specimens, it is always the author. Discussions are given per taxon. A gazetteer (Table) and a map (Fig. 3) are given at the end of the list.

## Taxonomy

### EMBALLONURIDAE

1. *Taphozous mauritianus* Geoffroy, 1818
   NHMI – Ibadan: 1 ♀, 4-II-1967, CNHM-label, F 147, Fa 61.9.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 279—289

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## NYCTERIDAE

2. *Nycteris macrotis* Dobson, 1876

NHMI – Shaguna: 1 ♀, 30-V-1966, "J. M.", CNHM-label, F 140, Fa 49.9 E 29.

3. *Nycteris arge* Thomas, 1903

NHMI – Akpaka Forest Reserve: 1 ♂, skin and skull, 14-XI-1952, D. R. Rosevear, F 964/52, Fa 38.9.

4. *Nycteris grandis* Peters, 1865

NHMI – Nikrowa Forest Reserve: 1 ♀, skin and skull, 7-II-1948, D. R. Rosevear, F 192/48, Fa 64.4, Gsl 27.2.

5. *Nycteris hispida* (Schreber, 1775)

NHMI – Ibadan: 1 ♀, 5-V-1966, CNHM-label, Fa 38.9.
– Shaguna: 2 ♂♂, IV-1966, F 135, Fa 36.4 and Fa 38.7, E 19.2, respectively.
– 1 skull, F 912/51 (collector probably D. R. Rosevear), Gsl 16.4.

ZMUI – 2 ♂♂, F 145 with Fa 38.3 and F 146 with Fa 38.5.

## MEGADERMATIDAE

6. *Lavia frons* (Geoffroy, 1810)

NHMI – Shaguna: 2 ♀♀, XII-1965, CNHM-labels, F 127 with Fa 61.2 and F 128 with Fa 62.4; 1 ♂, 26-III-1967, "J.M." (CNHM-label), F 150, Fa 58.3.
– Probably Shaguna: 1 ♂, F 129, Fa 57.8; 1 ♀, F 148, Fa 61.8.

ZMUI – Malamfatori: 1 ♂, 1968, J. Fagbohunmi and party, Fa 58.8.
– 1 ♂, F 159, Fa 60.3.

ZMA – Lake Pandam border, 10/11-VII-1976: 1 ♀, skull extracted, ZMA 18.367, Fa 63.9, E 43.3, Gsl 24.7, W 25.4; 1 ♂, ZMA 18.368, Fa 59.6, E 40.7, W 20.4.

The Lake Pandam specimens were caught after 8 p.m., over the water of a long and narrow arm of the lake, between small trees growing in the water near and at the edge. Two or three times previously specimens had been observed here, hanging in similar trees during the daytime, by C. and N. Smeenk. Both specimens had a rather sweet, spicy smell, which was somewhat stronger in the male. The ZMUI ♂ of unknown locality with a forearm of 60.3 slightly exceeds the range of 55—60 given by Rosevear (1965). So does the ZMA ♀ from Lake Pandam with a forearm of 63.9, against a range of 55—63 in Rosevear.

## RHINOLOPHIDAE

7. *Rhinolophus fumigatus* Rüppell, 1842

ZMA – Mkar: 1 ♂, 12-VII-1976, ZMA 18.376, Fa 49.9, E 23.4, W 13; 12/13-VII-1976, skull extracted, ZMA 18.377, Fa 50.6, E 23.0, Gsl 22.0, W 14.4.

Zawan: 28-VI-1976, Mr. Gyamgzi, ZMA 18.378, Fa 51.1, E 22, W 12.4.

The Mkar specimens were taken in an old deserted shed, where a colony of about 25 specimens roosted under the roof.

8. *Rhinolophus landeri* Martin, 1838

NHMI — 1 ♂, Fa 41.0, E 14.3; 1 ♀, Fa 41.5, E 14.9.

Although unfortunately no data are available there is little doubt about the Nigerian origin of these specimens, which would be the first from this country.

HIPPOSIDERIDAE

9. *Hipposideros beatus* Andersen, 1906

NHMI — Nikrowa Forest Reserve: 1 ♂, skin and skull, 3-II-1948, F 189/48, collector probably D. R. ROSEVEAR, Fa 43.7, Gsl 16.7.

ZMA — Ife, 15-VIII-1976: 2 ♂♂, ZMA 18.380, skull extracted, with Fa 44.3, E 13.8, tail 25, Gsl 16.9 (to canines 16.3), W 7, and ZMA 18.381 with Fa 42.2, E 13.6, tail 25, W 6.5.

The two Ife specimens were taken from a culvert (height 60 cm, width 80 cm and length 9 m). They have been observed there during several days previous of their capture, and apparently no other specimens roosted there. The larger specimen, ZMA 18.380, has a dark brown fur, and the other a predominantly dark greyish fur.

HILL (1963), ROSEVEAR (1965) and HAYMAN and HILL (1971) indicate that *beatus* differs from *Hipposideros caffer* (Sundevall) mainly by its smaller size. LAWRENCE (1964), however, stresses the differences in the structure of the nose leaves. The two Ife specimens agree with her description of the nose leaves of *beatus* but for one detail: the outer accessory leaflet is shorter, anteriorly, than the inner one. The NHMI specimen has a dark reddish brown fur; its back fur hairs are whitish with a reddish brown tip of 1—2 mm; its ventral fur is almost uniformly brown with a reddish component, and slightly lighter than the dorsal fur.

10. *Hipposideros caffer* (Sundevall, 1846)

NHMI — 1 ♀, Fa 49, pregnant, Fa embryo about 11.8.

11. *Hipposideros commersoni* (Geoffroy, 1813)

NHMI — Shaguna: 1 ♂, XII-1965, CNHM-label, F 123, Fa 102.0.

ZMA — 6 km E of Darazo: 1 ♂, IX-1970, J. H. KOEMAN, ZMA 14.342, Fa 98.4, W 89.

Both specimens are interesting because of their extralimital vegetational background (see ROSEVEAR 1965). Shaguna is near Lake Kainji, in the Doka woodland, and Darazo lies even in the Sudan woodland (Fig. 3).

12. *Hipposideros cyclops* (Temminck, 1853)

NMHI — Mamu Forest Reserve: 1 ♂, skin and skull, 10-IX-1948, D. R. ROSEVEAR, F 355/48, Fa 58.0, Gsl 25.5.

VESPERTILONIDAE

13. *Eptesicus capensis* (Smith, 1829)

ZMA — Pandam: 1 ♂, skull extracted, 5-VII-1976, 7—8 p.m., ZMA 18.385, Fa 29.6, E 12.2, Gsl 12.8, W 3.5; 1 ♂, 7-VII-1976, 6.30—7.30 p.m., ZMA 18.387, Fa 28.5, E 11.0, W 3.5; 1 ♀, 11-VII-1976, 7—8.30 p.m., ZMA 18.388, Fa 30.8, E 12.3, W 5.2.

The specimens were caught in mistnets above a rather narrow zone of grass land in between a guinea savannah landscape with patches of riverine forest and Lake Pandam, separated from the latter only by an often interrupted, narrow fringe of trees along the edge of the lake.

With one exception, ZMA 18.387, which is just too small, the forearm lengths fit the range given by Rosevear (1965). The skull of 18.385 does not possess the posterior "helmet" claimed to characterize typical *capensis* skulls. The back part of its sagittal crest and the median part of its occipital crest are only very slightly elevated. In this respect, however, it does not differ from the only other skull of this species in our collection, a specimen from Bloemfontein, South Africa, and identified by Dr. V. Aellen (ZMA 1961). Moreover, the specimens agree in fur colours with this South African specimen and with another skin from the same locality (ZMA 1959). Of course, the material at my disposal does not at all allow definite conclusions. Moreover, entering into the complicated taxonomical problems of the dark-winged African serotines would be far beyond the scope of this paper.

14. *Eptesicus rendalli* (Thomas, 1889)

ZMUI: 1 ♂, Fa 32.4.

Despite its small size this light-winged *Eptesicus*, with its dirty white belly fur, agreed best with Rosevear's account of *rendalli*. Vielliard (1974) described a series of this species from Tchad which shows smaller measurements than those cited in Rosevear, and moreover a strong sexual dimorphism in size: the males are smaller than the females. The ZMUI specimen fits perfectly in the range of the males from Tchad.

15. *Eptesicus somalicus* (Thomas, 1901)

ZMA — Pandam: 1 ♀, skull extracted, 5-VII-1976, 8.30–10 p.m., ZMA 18.386, Fa 29.1, E 10.2, Gsl 10.8, W 2.1.

This specimen was mistnetted over a track through a riverine forest, just where it bordered a guinea savannah. If compared to the specimens of *Eptesicus capensis* from Pandam this specimen has a darker, somewhat longer and strikingly denser fur. Its back hairs reach a length of about 7 mm. Its belly fur is similarly dark, with only very faintly lighter hair tips which scarcely influence the dark impression, whereas in the three specimens assigned to *capensis* the ventral hairs have distinctly yellowish white tips which strongly affect the overall colour impression.

16. *Pipistrellus nanus* (Peters, 1852)

NHMI — Ibadan, University site: 1 specimen, skin and skull, 19-VI-1948, D. R. Rosevear, F 274/48, Fa 27.1, Gsl 11.2.

ZMA — Agege: 1 ♀, 27/28-IX-1976, P. and A. de Boer, F 170, ZMA 19.025, Fa 30.4.

17. *Pipistrellus rueppelli* (Fischer, 1829)

ZMUI — Malamfatori, 1968, J. Fagbohunmi and party: 4 ♂♂, Fa 32.3, 32.8, 33.4 and 34.0, respectively; 5 ♀♀, Fa 31.8, 32.6, 33.4, 33.9 and 34.0 respectively.

This species has only recently been added to the faunal list of Nigeria by Vielliard (1974), who secured a specimen at Baga-Kawa at Lake Tchad.

18. *Scotophilus gigas gigas* Dobson, 1875

NHMI — Lagos: 1 ♂, skin and skull, VI-1952, D. R. Rosevear, F 951/52, Fa 84.6, Gsl 31.9; 1 ♂, skin and skull, VI-1952, D. R. Rosevear, F 952/52, Fa 81.6, Gsl 31.1.

— Ebute Meta, Lagos: 1 specimen (? ♀), VIII-1953, D. R. Rosevear, F 1016/53, Fa 87.6. Of this specimen only the skin was found, though there has been a skull (according to the label).

ZMA — Agege: 1 ♀, skull extracted, 27-VIII-1976, 7—9.30 p.m., ZMA 18.366, Fa 88.3, E 22.5, Gsl 30.6, W 83.5.

Apparently Rosevear was not aware of the fact that he had collected three specimens of *Scotophilus gigas* in Lagos himself, or he would not have written, in 1965: "Neither of the West African specimens appears to be very well authenticated. The original type, said to have come from Lagos, was in fact purchased from a general zoological dealer . . .". Not only were his captures the first to authenticate the occurrence of the species in West Africa, but they also lent support to the plausibility of Lagos as the actual type locality. The latter hypothesis is furthermore sustained by the specimen from Agege, which lies only 20 km north of Lagos. Another interesting fact about these four newly published specimens is, that they are all from the moist forest belt, and therewith contradict De Vree's suggestion that "new findings must be expected throughout the relatively dry woodlands and savannahs" (De Vree 1973). Rosevear's labels with the Lagos specimens do not give particulars about the vegetation at the sites of capture. "The specimens would have come from the immediate environs of Lagos" (Rosevear in lit. 20-X-1976). Of course, the forest may still have been relatively unaltered, but it is also possible that it was already affected by urban expansion. The Agege specimen was mistnetted over a fish pond, surrounded by secondary forest in a rather thinly populated region with some small villages only, and very close to assertedly untouched forest near the Ogun River and its tributaries. I observed one or two other specimens flying over the low trees at the edge of the forest near the pond. One specimen of *Scotophilus nigrita* (Schreber) was caught at exactly the same spot, one day later, and four others one month later.

In measurements the four specimens agree with those given by De Vree (1973) for the typical race. The Agege female has a slightly larger forearm length than the largest hitherto known specimen, and is remarkable for several patches of unpigmented white or whitish skin: a large area of the right wing, a large part of the left side of the tail membrane, and smaller patches on the right ear, the left wing, and the left foot.

19. *Scotophilus nigrita* (Schreber, 1774)

NHMI — Ibadan: 1 ♂, 8-VII-1948, D. R. Rosevear, F 276/48, Fa 56.6, Gsl 20.0; 1 ♂, 9-V-1951, D. R. Rosevear, F 883/51, Fa about 55, Gsl 19.4; 3 ♂♂, 4-IV-1966, CNHM label, F 132, 133 and 134, Fa 52.4, 50.9 and 50.9.

ZMUI — Ibadan: 1 ♂, 30-X-1962, Fa 55.5.
4 ♂♂, Fa 55.4, 52.6, 50.1 and 43.8 (juvenile); 4 ♀♀, Fa 57.1, 55.6, and 54.8.

ZMA — Agege: 1 ♀, 28/29-VIII-1976, ZMA 18.371, Fa57,8, E 19.0, W 25; 4 ♀♀, 27/28-IX-1976, P. and A. de Boer, F 165, 167—169, ZMA 19.026—19.029, Fa 58.1, 55.5, 56.5 and 55.4.

— 6 km E of Darazo: 1 ♂, IX-1970, J. H. Koeman, ZMA 14.343, Fa 50.9, Gsl 18.6, W 31.3.

— Ibadan: 1 ♀, 6-VIII-1976, 7.20 p.m., ZMA 18.461, Fa 54.9, E 20.0, W 22.7; 9-VIII-1976, 7.15—7.30 p.m.: 1 ♂, ZMA 18.462, Fa 53.9,

E 18.8, W 23; 1 ♂, ZMA 18.464, Fa 56.7, E 17.7, W 29; 1 ♀, ZMA 18.463, Fa 57.3, E 18.4, W 28; 1 ♀, ZMA 18.465, Fa 54.9, E 18.7, W 25.5.

– Jos: 1 ♂, 25/26-VI-1976, ZMA 18.369, Fa 53.0, E 17.8, W 23.

– Pandam: 1 ♀, 5-VII-1976, 8.30–10 p.m., ZMA 18.30, Fa 56.3, E 15.7, W 22.7.

At Agege *Scotophilus nigrita* is sympatric with *S. gigas* Dobson. The Pandam specimen was taken over a track through a riverine forest, just where this passed into guinea savannah, together with the specimen of *Eptesicus somalicus* (Thomas) mentioned before. The ZMA specimens from Ibadan and Jos were caught in gardens in urban environments, and above deserted grass land. I sighted the species during my stay on the campus of the University of Ife, 12/23-VIII-1976, almost every evening after twilight, near the student's dining hall, replacing, at about 6.30 p.m., an unidentified species of swallow hunting there shortly before and during twilight. The 12 ♂♂ have forearm lengths of 50.1 to 56.7 (m = 53.2), the 13 ♀♀ have forearm lengths of 54.8 to 58.1 (m = 56.1). It seems useful to pay attention to this apparent sexual dimorphism in future studies on the taxonomy of this and the next species. All ZMA specimens have the ventral fur light yellow, with sometimes a weak brown hue and/or dark-yellow to orangy streaks on the abdomen (field notes).

20. *Scotophilus leucogaster* (Cretzschmar, 1826)

ZMA – Arusua: 1 ♂, skull extracted, 8-VII-1976, 6.30–7.30 p.m., ZMA 18.375, Fa 45.1, E 15.0, Gsl 17.1, testis 7.2×4.1, W 16.5.

– Pandam: 1 ♀, 5-VII-1976, 7–8 p.m., ZMA 18.372, Fa 45.9, E 13.7, W 15.5; 1 ♀, skull extracted, 6/7-VII-1976, after 10.30 p.m., ZMA 18.373, Fa 46,7, E 14.0, Gsl 17.5, W 14.6; 1 ♀, skull extracted, 7-VII-1976, ZMA 18.374, Fa 47.8, E 14.5, Gsl 18.3, W 18.5.

The Arusua specimen was taken above grass land between a riverine forest and a guinea savannah. Two Pandam specimens were caught on the same spot as the specimens of *Eptesicus capensis* (Smith) mentioned before. The other, ZMA 18.374, was caught under mango trees near the village.

21. *Scotoecus hirundo* (de Winton, 1899)

ZMA – Chuel: 1 ♂, skull extracted, 25-VI-1976, ZMA 18.382, Fa 33.9, E 12, Gsl 13,9, W 12.

– Jos: 1 ♂, 25-VI-1976, 8–11 p.m., ZMA 18.383, Fa 35.2, E 12.4, W 12.5.

The Chuel specimen was taken by day from the roof of a house, the Jos specimen was caught along the small stream in front of the local zoo. Both specimens are clearly adult, and obscure the differences in size which according to Rosevear (1965) would exist between this species and *Scotoecus falabae* Thomas, 1915, thus supporting Rosevear's view that *falabae* might be only subspecifically related, a view adopted by Hayman and Hill (1971).

The form of the tragus in the Chuel specimen agrees well with that figured by Rosevear for the type of *hirundo,* while in the Jos specimen the tragus is intermediate between this and the tragus of *falabae* (Rosevear 1965, figs 80b-c). See for the baculum of ZMA 18.382 Fig. 1.

The belly fur is essentially pale brown in both specimens, but in the Jos specimen there is a broad, longitudinal, median zone of silverish-white tipped hairs, which phenomenon is only very weakly present in the Chuel specimen. I am strongly

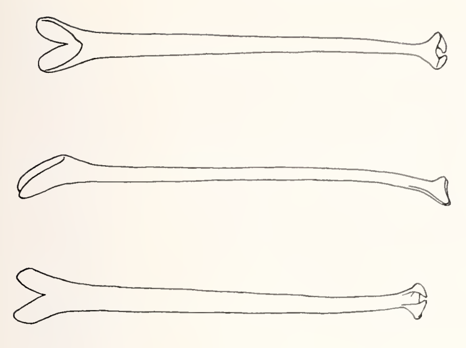


*Fig. 1.* Baculum of *Scotoecus hirundo* (de Winton) from Chuel (ZMA 18.382). Length 12.5 mm

inclined, on the basis of the evidence presented by these examples, to consider *falabae* as a synonym of *hirundo,* and not as an established taxon.

The owner of the house from which the Chuel specimen came, assured me that these bats were very abundant in local houses. In fact I was told that the bats were considered a pest, and therefore frequently chased and killed. Of course, whether this indeed applies to *Scotoecus,* and not, for instance, to the common roof dweller *Tadarida pumila* (Cretzschmar) or *Rhinolophus fumigatus* Rüppell, a species found in a roof in the nearby Zawan, is not certain.

22. *Myotis bocagei cupreolus* Thomas, 1904

ZMA — Pandam: 1 ♂, 1-VII-1976, 7—8.30 p.m., ZMA 18.384, Fa 38.0, E 15.8, W 7.5.

The specimen was mistnetted over the so-called Manatee Stream which connects Lake Pandam with the River Dep, surrounded by zones of riverine forest. It is, to my knowledge, the first record of this species for Nigeria.

## MOLOSSIDAE

23. *Tadarida (Mops) condylura* (Smith, 1833)

NHMI — Okene, Ajakuta Forest Reserve: 2 ♀♀, skins and skulls, 13-II-1949, D. R. Rosevear, F 431/49, Fa 46.2 and F 432/49, Fa 47.5; 2 ♂♂, skins and skull, 14-II-1949, D. R. Rosevear, F 434/49, Fa 48.4, Gsl 21,5, F 435/49, Fa 47.3; 2 ♂♂, skins and skulls, 15-II-1949, D. R. Rosevear, F 436/49, Fa 47.5, F 437/49, Fa 48.5, Gsl 20.0.

— Lokoja: 1 ♀, skin and skull, 28-VIII-1950, D. R. Rosevear, F 861/50, Fa 46.7; 1 ♂, skin, 31-VIII-1950, D. R. Rosevear, F 862/50, Fa 47.1; 1 ♂, skin and skull, 9-IX-1950, D. R. Rosevear, F 864/50, Fa 46.1, Gsl 20.8.

— Shaguna: 2 ♂♂, IV-1966, F 37, Fa 45.9 and 48.6; 9 ♀♀, IV-1966, F 37, Fa 46.5, 47.0, 47.2, 47.2, 47.5, 47.6, 47.7, 48.4 and 49.8.

The specimens from Shaguna had been named earlier as *Tadarida (Chaerephon) major* (Trouessart, 1897). The forearm lengths in the 12 females range from 46.2 to 49.8 (m=47.4), and those in the 8 males from 45.9 to 48.6 (m=47.4).

24. *Tadarida (Mops) congica congica* (Allen, 1917)

ZMA — Agege: 1 ♀, skull extracted, 28-VIII-1976, 8 p.m., ZMA 18.389, Fa. 53.7, E 18.5, Gsl 23.2, W 33; 1 ♀, 27-IX-1976, 7.30 p.m., P. and A. de Boer, F 166, ZMA 19.024, Fa 54.1.

The specimens were taken at the same site as *Scotophilus gigas* Dobson, as described in the present account of this species. They closely agree with Allen's original description, both of fur colours and of skull and dentition. The only difference lies

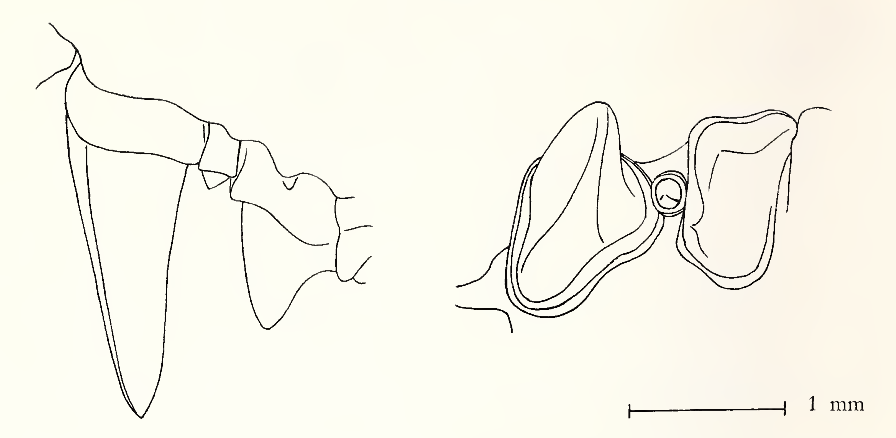



*Fig. 2.* Left $C^1$, $P^1$ and $P^4$ of *Tadaria (Mops) congica congica* (Allen) from Agege (ZMA 18.389): ventral outer view (left) and a view from below (right), to show the position of $P^1$.

in the size. The Agege specimens are fairly small, rather in the range of *Tadarida (Mops) congica trevori* (Allen, 1917) from Uganda (see Hayman and Hill 1971), than of the typical form. From the two other large molossids occurring in Nigeria it is easily distinguished. From *Tadarida (Mops) condylura* (Smith) it differs by its longer forearm, and by the fact that its $P^1$ is in the teeth row, instead of external, and that $C^1$ and $P^4$ are not in contact (Fig. 2). From *Tadarida (Mops) midas* (Sundevall, 1843) it differs in being smaller, in the length and colours of its fur, and very likely in its habitat preference. Rosevear (1965) gives a forearm length range of 60 to 66 for the latter species, but the Nigerian female recorded below has a forearm of 57.7, be it after years of dry preparation.

The Agege specimens of *congica* are the second record for West Africa, and the first for Nigeria. Jeffrey (1975) mentions the species for West Ghana.

A new flea of the genus *Lagaropsylla* Jordan and Rothschild, collected from ZMA 18.389, has been described by Smit (1977).

25. *Tadarida (Mops) midas* (Sundevall, 1843)

NHMI — Maiduguri: 1 ♀, skin and skull, 9-VII-1948, D. R. Rosevear, F 321/48, Fa 39.7 (juvenile); 1 ♀, skin and skull, 11-VII-1948, D. R. Rosevear, F 324/48, Fa 57.7.

These specimens were taken above "savannah, new farmland".

26. *Tadarida (Mops) thersites* (Thomas, 1903)

NHMI — Nikrowa Forest Reserve: 1 ♂, skin and skull, 21-II-1948, D. R. Rosevear, F 205/48, Fa 37.9, Gsl 19.7.

27. *Tadarida (Chaerephon)* ? *gambiana* (de Winton, 1901)

NHMI — Lokoja: 1 ♀, skin and skull, 3-IX-1950, D. R. Rosevear, F 863/50, Fa 35.4, Gsl 15.9.

ZMUI — Malamfatori: 1 ♀, skull extracted, 1968, J. Fagbohunmi and party, Fa 35.3, Gsl 15.1.

These specimens answer the concept of *gambiana* in the key given by Rosevear (1965) who, in his account of this species, stresses its close relationship to *Tadarida*

*(Chaerephon) pumila* (Cretzschmar, 1830/31). Hayman and Hill (1971) list *gambiana* as a synonym of *pumila*. I am not in a position to comment on this question.

28. *Tadarida (Chaerephon) nigeriae* (Thomas, 1913)

NHMI — Awka, Agulu Forest Reserve: 1 ♀, skin, 28-XI-1948, D. R. Rosevear, F 388/48, Fa 47.9.

— Umuahia: 1 ♀, skin and skull, 23-IV-1946, A. B. Cozens, F B96, Fa 48.9, Gsl 19.3; 1 ♂ skin and skull, 6-IV-1952, A. B. Cozens, F B250, Fa 47.1; 1 ♂, skin and skull, 17-XI-1952, A. B. Cozens, F B283, Fa 46.9.

Specimen B250 was taken in a pump house. The label of B283 gives as altitude of Umuahia 500 feet.

29. *Tadarida (Chaerephon) pumila* (Cretzschmar, 1830/31)

ZMA — Pandam, 5-VII-1976, 7.30 p.m.: 1 ♀, ZMA 18.392, Fa 37.6, E 13.9, W 12.8; 1 ♂, ZMA 18.393, Fa 37.4, E 13.3, W 9.3.

— Zawan: 1 ♂, 25-VI-1976, ZMA 18.390, Fa 36.0, E 13.5, W 10; 1 ♂, 28-VI-1976, Mr. Gyamgzi, ZMA 18.391, Fa 36.2, E 14.5, W 8.

The Pandam specimens were taken when they left a roof for their evening hunt. The Zawan specimen ZMA 18.390 was caught by day from the roof of a school building.

*Table*

**Geographical co-ordinates of the localities mentioned in the present paper**

The locality numbers refer to the map (Fig. 3)

| Locality | Co-ordinates | | Remarks |
|---|---|---|---|
| 1. Agege | 6°38' N | 3°19' E | |
| 2. Akpaka Forest Reserve | | | In Onitscha Province; not traced |
| 3. Awka | 6°13' N | 7°05' E | |
| 4. Arusua | | | In Pandam Wildlife Park[1] |
| 5. Baga Kawa | 13°04' N | 13°48' E | |
| 6. Chuel | | | Some km south of Jos |
| 7. Darazo | 11°00' N | 10°25' E | |
| 8. Ibadan | 7°23' N | 3°56' E | |
| 9. Ife | 7°28' N | 4°34' E | |
| 10. Jos | 9°55' N | 8°54' E | |
| 11. Lagos | 6°27' N | 3°28' E | |
| 12. Lake Pandam | | | Just north of Pandam |
| 13. Lokoja | 7°48' N | 6°44' E | |
| 14. Maiduguri | 10°48' N | 11°20' E | |
| 15. Malamfatori | 13°28' N | 13°18' E | |
| 16. Mamu | 7°05' N | 3°55' E | |
| 17. Mkar | 7°20' N | 9°03' E | |
| 18. Nikrowa | 6°14' N | 5°21' E | |
| 19. Okene | 7°33' N | 6°14' E | |
| 20. Pandam | 9°15' N | 7°50' E | |
| 21. Shaguna | | | Near Lake Kainji; possibly Shagunu |
| 22. Shagunu | 10°20' N | 4°28' E | |
| 23. Umuahia | 5°32' N | 7°29' E | |
| 24. Zawan | 9°45' N | 8°52' E | |

[1] Pandam Wildlife Park is a small game reserve, including the 2 square mile Lake Pandam, and situated just north of Pandam.

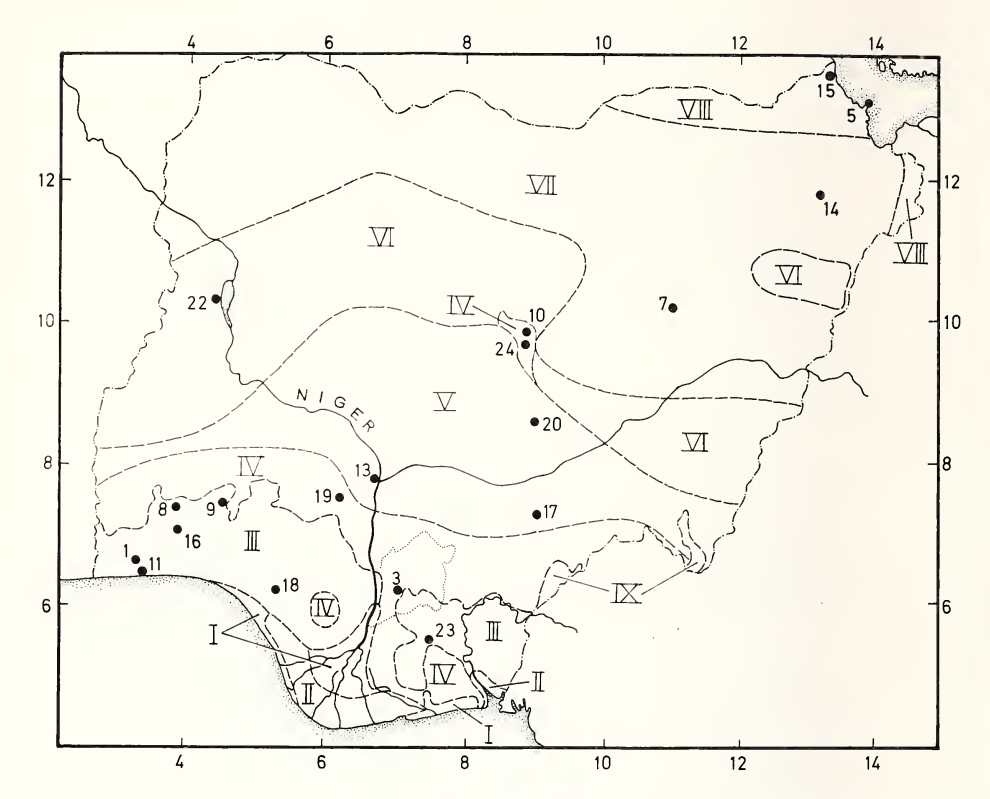



*Fig. 3.* Nigeria. Collecting localities, numbered according to hte Table. Vegetation zones after Keay (1959), modified after map sheets 17 and 18 (dated 1962—63), series 2201, edition 6-DMATC of the Defense Mapping Agency, Washington, and after Rosevear (1965). I = Marsh; II = Mangrove; III = High forest; IV = Invasive Guinea woodland; V = Guinea woodland; VI = Doka woodland; VII = Sudan woodland; VIII = Sahel woodland; IX = Montane. Dotted Line: border of the former Province of Onitscha.

## Acknowledgements

I am much indebted to the Board of the Melchior Treub Stichting, who substantially supported my Nigerian journey. I remember here with pleasure the stimulating company of my friend Guido Stockmann, during the first half of my trip, and the generous hospitality and help in many ways offered by Chris and Nelly Smeenk during our stay in the Pandam Wildlife Park.

In the Zoology Museum in Ibadan Roy Parker kindly let me study the bats under his care, and Mr. Johnson Fagbohunmi assisted me in many ways. Mrs. Dr. A. B. Durotoye of the Natural History Museum in Ife was helpful in giving me access to the bat collection in this museum, where technical assistance was provided by Mr. G. Oderhowho.

Thanks are due to Piet and Ahuva de Boer, for their hospitality and enthousiastic interest in my work during my days in Agege, and for their later contributions to the ZMA bat collection. Ian R. Ball critically read the English text.

## Summary

The Nigerian Microchiroptera in the natural history collections of the universities of Ibadan, Ife and Amsterdam are listed. Important data and some measurements of each specimen are given. Some species are discussed in detail. *Myotis bocagei cupreolus* Thomas, 1904, and *Tadarida (Mops) congica congica* (Allen, 1917) are first records for Nigeria. The occurrence

of *Rhinolophus landeri* Martin, 1838, in Nigeria is suggested. Some *Eptesicus* specimens are assigned to the species *capensis* (Smith, 1829) and *somalicus* (Thomas, 1901). Four hitherto unknown specimens of *Scotophilus gigas gigas* Dobson, 1875, are recorded, and the type locality of this species is discussed.

### Résumé

*Liste annotée des microchiroptères de la Nigérie dans trois petites collections (Mammalia, Chiroptera)*

Une liste a été dressée des Microchiroptères de la Nigérie, qui font partie des collections d'histoire naturelle des universités d'Ibadan, d'Ife et d'Amsterdam. Des données générales sont mentionnées pour tous les spécimens dont quelques-uns sont traités plus amplement. *Myotis bocagei cupreolus* Thomas, 1904, et *Tadarida (Mops) congica congica* (Allen, 1917), répresentent des espèces nouvelles pour la Nigérie. On a conjecturé la présence possible en Nigérie de *Rhinolophus landeri* Martin, 1838. Il a été fait mention de quatre spécimens de *Scotophilus gigas gigas* Dobson, 1875, qui étaient inconnus jusqu'à présent; tous les quatre sont originaires de localités situées soit tout près de Lagos, soit au Lagos même, la localité-type alléguée.

### Zusammenfassung

*Eine Bestandsaufnahme von nigerianischen Microchiropteren (Mammalia, Chiroptera) aus drei kleinen Sammlungen nebst Bemerkungen*

Die nigerianischen Microchiropteren in den Museumssammlungen der Universitäten von Ibadan, Ife und Amsterdam werden aufgelistet. Daten und einige Maße werden für verschiedene Arten angegeben. Für Nigeria sind *Myotis bocagei cupreolus* Thomas, 1904 und *Tadarida (Mops) congica congica* Allen, 1917 erstmals nachgewiesen. Ferner kann das Vorkommen von *Rhinolophus landeri* Martin, 1838, für Nigeria angenommen werden. Einige *Eptesicus*-Exemplare werden den Arten *capensis* (Smith, 1829) und *somalicus* (Thomas, 1901) zugeordnet. Weiterhin sind vier bislang unbekannte Exemplare von *Scotophilus gigas gigas* Dobson, 1875 belegt und diskutiert.

### References

Aellen, V. (1952): Contribution à l'étude des chiroptères du Cameroun. Mém. Soc. neuchât. Sc. nat. 8, 1—121.

Hayman, R. W.; Hill, J. E. (1971): Order Chiroptera, 1—73. Ed. by Meester, J.; Setzer, H. W. In: The mammals of Africa, an identification manual. Part 2. Washington: Smithsonian Inst. Press.

Hill, J. E. (1963): A revision of the genus *Hipposideros*. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 11, 1—129.

Jeffrey, S. M. (1975): Notes on mammals from the high forest of Western Ghana (excluding Insectivora). Bull. Inst. fond. Afr. noire, Ser. A. Sci. nat. 37, 950—973.

Keay, R. W. J. (1959): Vegetation Map of Africa, South of the Tropic of Cancer. 1—24. London: Oxford University Press.

Lawrence, B. (1964): Notes on the Horseshoe Bats *Hipposideros caffer, ruber* and *beatus*. Breviora 207, 1—5.

Rosevear, D. R. (1965): The Bats of West Africa. i-XVii, 1—418. London: British Museum Nat. Hist.).

Smit, F. G. A. M. (1977): A new bat-flea from Nigeria (Siphonaptera: Ischnopsyllidae). Beaufortia 26, 39—42.

Vielliard, J. (1974): Les Chiroptères du Tchad. Rev. suisse Zool. 81, 975—991.

Vree, F. De (1973): New Data on *Scotophilus gigas* Dobson, 1875 (Microchiroptera — Vespertilionidae). Z. Säugetierkunde 38, 189—196.

*Author's address:* Drs. W. Bergmans, Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Universiteit van Amsterdam, Plantage Middenlaan 53, Amsterdam 1004, The Netherlands

# Sampling and dynamics of small rodents under snow cover in northern Sweden

By T.-B. Larsson and L. Hansson

*Department of Vertebrate Ecology, Swedish Agricultural University, Uppsala*

*Receipt of Ms. 14. 2. 1977*

## Introduction

The snow cover makes small mammal studies difficult in winter. There have been some suggestions about methods for trapping the animals under snow (Pruitt 1959; Fay 1960), but there have been few or no thorough studies on density variations, population structure, reproduction or food during winter. In northern Scandinavia the ground is normally snow-covered half the year so such studies are evidently needed.

In connection with a comprehensive study on habitat selection, dynamics of and damage caused by small mammals in northern Sweden, methods of trapping in snow were compared. Furthermore, by these methods a peak population of voles was surveyed during three winters until the "crash". Here information will be given on reproduction and population structures while the winter food of the animals will be described elsewhere.

## Methods

One method consisted of placing wooden 0.50 × 0.50 m boxes with lids but no floor at trapping sites already before the advent of snow ("the box method"). The boxes had 0.2 m legs sunk into the soil, so there was a 0.1 m space between the box and the ground. The boxes were recognized by sticks projecting above the snow. At trapping the snow was taken away just over the boxes and was not replaced. In this method sites are fixed in advance so it is difficult to apply in winter to new circumstances.

The other method consisted simply of digging 0.50 × 0.50 m holes in the snow ("the hole method"). Traps were placed on the soil (or in "slash" or between roots) and the snow holes were not covered. The latter method is uncomplicated but laborious, especially if the traps are covered by new or drifting snow. Cover, as used by Fay (1960) might not be applied when there are many holes or if remote areas are to be trapped, i.e. this second method was supposed to be more suitable for extensive studies.

The two methods were compared on reforestation areas at Lidsjöberg (64°20′ N, 15°15′ E) and Garpenberg (60°20′ N, 16°10′ E). Trapping was performed according to the Small Quadrat Method (Myllymäki et al. 1971) with 100 m between the small quadrats (SQ). In each SQ there are four trap stations in the corners of a 15 × 15 m area. Three snap traps are placed in best situations (at vole runways, burrows, along branches and roots) within a radius of 1.5 m from each corner. The traps were placed out for a period of two days. Half of the quadrats were randomly chosen to be trapped with the first method, the remainder with the second. The usual size of the trap stations at SQ trapping was thus about 7 $m^2$, but both boxes and holes were only 0.25 $m^2$. To examine the effect of the difference in trap station size some trapping was also performed during snow-free periods. Then box area was still 0.25 $m^2$ but the SQ's with snow holes during winter had standard trap stations with traps placed within a radius of 1.5 m.

In some areas in northern Sweden (north of 63° N) where small rodent studies were carried out during the snow-free part of the year, trapping was performed using the hole method in the winters 1972—75 to examine density, reproduction, and population structure of the animals. About half of the traps were placed in abandoned fields (or afforestations) and the remainder on reforestation areas. The snow depth was about 1 m. The small rodent population increased in summer — autumn of 1972 (especially *C. glareolus).*

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 290—294

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Animals trapped were separated into the categories juveniles, subadults and adults. Juveniles had still remnants of the juvenile fur (being at most six weeks old), subadults had got the fur of adult animals but had still undeveloped gonads (e. g. testes about 3 mm in length) and adults were fecund (females with embryos and/or corpora lutea or lactating, males with c. 8 mm testes and tubular cauda epididymidis).

## Results

In the two series of comparisons of the two methods (Tab. 1; totally 336 specimens caught) there was in no single case a significant difference in the mean number of animals caught per SQ. This was also the case at "summer" trapping (viz. in July

*Table 1*

**Small Quadrat catches**

With the hole (or during snow-free time periods standard) method and with the box method at Lidsjöberg, northern Sweden and at Garpenberg, middle Sweden. For each method ten SQ's were distributed over a large reforestation area at Lidsjöberg and eight SQ's on abandoned fields at Garpenberg. The snow depth was around 1 m at Lidsjöberg and 0.25—0.50 m at Garpenberg

| Date | Ground | Method | $\bar{x}$ (± SE) | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | *Clethrionomys glareolus* (Schr.) | *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) | *Microtus agrestis* (L.) |
| | | | *Lidsjöberg* | | |
| 1973 | Snow | Box | 3.1 ± 0.6 | 0.2 | 0.3 |
| October | | Hole | 2.0 ± 0.6 | 0.2 | 0.0 |
| November | Snow | Box | 1.5 ± 0.4 | 0.0 | 0.0 |
| | | Hole | 2.0 ± 0.4 | 0.0 | 0.0 |
| December | Snow | Box | 1.2 ± 0.4 | 0.2 | 0.3 |
| | | Hole | 0.7 ± 0.3 | 0.1 | 0.5 |
| 1974 | Snow | Box | 1.3 ± 0.3 | 0.0 | 0.4 |
| January | | Hole | 1.4 ± 0.7 | 0.0 | 0.3 |
| July | Bare | Box | 1.7 ± 0.8 | 0.4 | 0.6 ± 0.2 |
| | | Standard | 2.0 ± 0.6 | 0.1 | 1.6 ± 0.5 |
| 1975 | Bare | Box | 2.3 ± 0.4 | 0.5 | 1.3 ± 0.7 |
| October | | Standard | 2.2 ± 0.3 | 0.3 | 0.5 ± 0.2 |
| January | Snow | Box | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | | Hole | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| February | Snow | Box | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | | Hole | 0.2 | 0.0 | 0.0 |
| May | Bare | Box | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | | Standard | 0.0 | 0.0 | 0.0 |
| | | | *Garpenberg* | | |
| 1973 | | Box | 0.1 | | 1.8 ± 0.6 |
| November | | Hole | 0.5 | | 1.3 ± 0.4 |
| December | | Box | 0.3 | | 1.0 ± 0.4 |
| | | Hole | 0.1 | | 0.4 ± 0.3 |

$\bar{x}$ = mean number of animals caught per SQ during two days.

and October 1974 in Tab. 1), so there was no evidence that the size of the trap station area affected catch numbers.

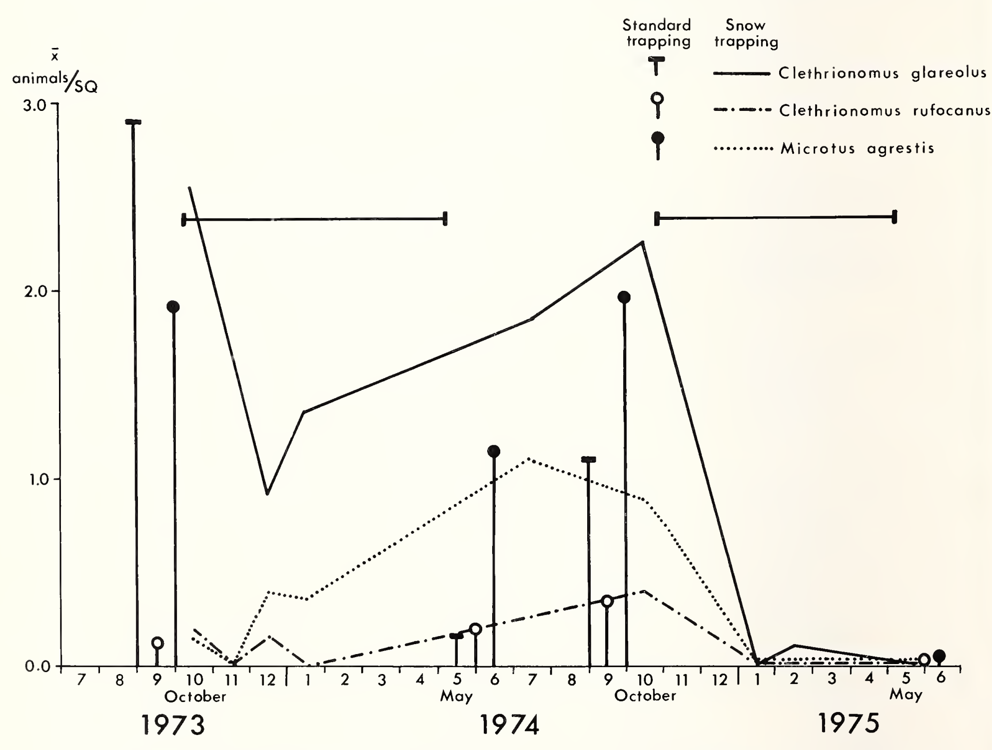
The population structures of the animals caught by the two methods were very similar. There were no significant differences in weight distribution or means, and in the autumn and winter all specimens trapped were subadults. Only in July 1974 was there a tendency for fewer adult animals with the box method (Tab. 2).

*Table 2*

**An example of population structures in samples from trapping with the box and standard Small Quadrat method. *Clethrionomys glareolus*, Lidsjöberg, in July 1974**

| Sample composition | Box method | Standard method |
|---|---|---|
| Adults | 5 | 11 |
| Juveniles | 12 | 9 |
| Total number | 17 | 20 |

The mean SQ catches of box and hole trapping combined on reforestations at Lidsjöberg were compared with mean numbers caught in spring and autumn in surrounding reforestations with a large number of SQ's (LARSSON 1976). The winter catches of *C. glareolus* followed well the variations established by trapping on snow-free ground (Fig. 1) but the mean values were generally higher. For *C. rufocanus* the agreement was still better, while *M. agrestis* was taken in lower numbers during winter, especially in winter 1973—74. However, the experimental reforestation was




Mean number of animals caught per Small Quadrat in two days during snow trapping (curves, including trapping with the same methods during summer) in relation to means obtained by standard Small Quadrat trapping in spring and autumn (vertical lines). The thick horizontal lines denote the time for continuous snow cover. Reforestation areas in northern Jämtland, northern Sweden in 1973—74

generally drier and had poorer vegetation than surrounding ones, which may explain the species differences. Still the variations in the indices of population density showed similar rhythm during winter and snow-free periods. From Fig. 1 it is also clear that the small rodents had disappeared almost completely in late autumn — early winter 1974 (i. e. before January 1975), a fact which would not have been established by trapping on snow-free ground alone.

*Table 3*

**Population structure in winter samples of small rodents from northern Sweden during three winters**

| Date | *C. glareolus* | | | | *C. rufocanus* | | | | *M. agrestis* | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | ♂ Ad | ♂ Subad | ♀ Ad | ♀ Subad | ♂ Ad | ♂ Subad | ♀ Ad | ♀ Subad | ♂ Ad | ♂ Subad | ♂ Juv | ♀ Ad | ♀ Subad | ♀ Juv |
| 1973 February—March | 0 | 69 | 0 | 44 | 3 | 2 | 0 | 2 | 12 | 15 | 1 | 15 | 7 | 0 |
| 1974 January—February | 0 | 24 | 0 | 23 | 0 | 1 | 0 | 8 | 0 | 40 | 0 | 1 | 30 | 0 |
| 1975 February—March | 0 | 9 | 0 | 6 | 0 | 3 | 0 | 3 | 0 | 9 | 0 | 0 | 13 | 0 |

Population structures of all small rodents caught during three mid-winters in northern Sweden (340 specimens) indicated differences both between species and years (Tab. 3). Most specimens obtained belonged to the species *C. glareolus* but all these were in a subadult state. Some adult (reproductive) individuals of both *C. rufocanus* and *M. agrestis* were found but only in *M. agrestis* were pregnant females detected. The fecund animals were caught in the middle of February and in the middle of March in 1973 and in the beginning of February 1974. In the winter of population increase (1972—73) five pregnant *M. agrestis* were found with 2, 4, 4, 4 and 8 embryos respectively. The presence of one juvenile *M. agrestis* indicated recruitment to the population at that time. Three male *C. rufocanus* were also in reproductive condition. In the peak winter one *M. agrestis* female bore 3 embryos. During the crash no adult animal was found but the number caught was also somewhat smaller than in the two previous winters.

## Discussion

The box and hole methods appear to be suitable for intensive and extensive studies respectively. Despite the differences in the nature of these studies, the results nevertheless appear to be fully comparable. This means that it will be possible to modify the winter trapping widely to suit the local conditions.

The observations made during this study indicate the importance of further winter research. Winter reproduction may be an important factor in the dynamics of northern small rodents. On the other hand *C. glareolus* evidently did not reproduce during winter but showed similar (or even more pronounced) density variations to the other two species. Furthermore, the litter sizes of *M. agrestis* were

generally below the summer ones. Small rodent peaks are generally assumed to crash during late winter but this was clearly not the case 1974–75. Most animals seemed to have disappeared before the end of 1974, which may have been one reason for the rather small damage inflicted to forest seedlings that winter (LARSSON 1976). However, the small rodent cycle studied lasted over two peak years, 1973–74, and the early disappearance in 1974–75 might have been due to the prolonged peak. Most cycles probably have only one peak year. Thus, there may be differences between three and four year cycles, which may only be observed by winter studies.

**Acknowledgements**

The work was supported by grants from the Swedish Research Council for Agriculture and Forestry and the Swedish Natural Science Research Council.

**Summary**

A comparison was made between winter trapping of small rodents in either holes dug through the snow or in wooden boxes placed in the area in advance. No significant differences were found between the methods regarding either mean number caught per trapping unit nor in population structures of the samples or in weight distribution. Winter indices of rodent density agreed rather well with indices of the dynamics obtained during snow-free periods.

Trapping during three winters in northern Sweden revealed winter reproductions in two years in *Microtus agrestis,* winter reproductive conditions in *Clethrionomys rufocanus* but no evidence of winter reproduction in *Clethrionomys glareolus.* The "crash" after two peak years fell in late autumn — early winter and most animals had disappeared in early January.

**Zusammenfassung**

*Fang und Dichteschwankungen von Kleinnagern unter dem Schnee im nördlichen Schweden*

Die Ergebnisse aus zwei Methoden zum Fang von Kleinnagern im Winter wurden miteinander verglichen. Klappfallen wurden entweder in hierzu gegrabene Schneelöcher gestellt oder unter bereits vor dem Schneefall plazierte, umgedrehte Holzkisten geschoben. Im Fangerfolg, der Altersgliederung oder der Gewichtsstruktur der Fänge ergaben sich zwischen den beiden Verfahren keine Unterschiede. Die unter dem Schnee geschätzten Dichten schlossen gut an die in der schneefreien Zeit bestimmten Dichten an.

In zwei von drei Wintern wurde bei *Microtus agrestis* Fortpflanzung gefunden (gravide ♀♀). Unter den *Clethrionomys rufocanus* befanden sich im Winter drei fortpflanzungsfähige ♂♂. Hingegen waren alle *Clethrionomys glareolus* im Winter subadult. Zwischen Oktober 1974 und Januar 1975 erfolgte nach hoher Wühlmausdichte ein Zusammenbruch.

**References**

FAY, F. H. (1960): Technique for trapping small tundra mammals in winter. J. Mammal. **41,** 141—142.

LARSSON, T.-B. (1976): Small rodent population and damage in forest regenerations. Unpubl. thesis, Swedish College of Forestry, Stockholm.

MYLLYMÄKI, A.; PAASIKALLIO, A.; PANKAKOSKI, E.; KANERVO, V. (1971): Removal experiments on small quadrats as a means of rapid assessment of the abundance of small mammals. Ann. Zool. Fennici **8,** 177—185.

PRUITT, JR., W. O. (1959): A method of live-trapping small taiga mammals in winter. J. Mammal. **40,** 139—143.

*Authors' address:* Dr. TOR-BJÖRN LARSSON and Prof. Dr. LENNART HANSSON, Department of Vertebrate Ecology, Swedish Agricultural University, S - 750 07 Uppsala

# Postnatal physical and behavioural development of *Praomys (Mastomys) natalensis* (A. Smith, 1834)

By C. M. Baker and J. Meester

*From the Department of Zoology, University of Natal, Pietermaritzburg*

*Receipt of Ms. 1. 2. 1977*

## Introduction

This study describes the growth and behavioural development of *Praomys (Mastomys) natalensis* (A. Smith, 1834) during the first six weeks of life, under laboratory conditions. Although previous workers (Oliff 1953; Johnston and Oliff 1954; Meester 1960; Meester and Hallett 1970) have studied reproduction and postnatal development in *P. natalensis,* few detailed behavioural observations have been recorded. An attempt is made to describe the behavioural development during the natural periods described by Williams and Scott (1953). These are based on important changes that occur during growth, and indicate critical stages in the development of social behaviour patterns.

## Materials and methods

The animals here reported on were derived from specimens trapped during March 1976 near Baynesfield railway station, Pietermaritzburg. They were maintained in pairs in 42×25×22 cm cages, and were fed on standard mouse pellets and water. Paper waste and wood shavings were used as nesting material.

The young (10 litters) were all born in captivity, mainly from captive matings. Their day of birth is referred to as day 0. Observations were carried out once a day (in the evenings) for the first 20 days and then every other day until the litter reached 40 days of age.

During the observation periods the average mass of each litter was recorded, as well as mean head and body length, tail, hind-foot and ear lengths (Fig. 1 and 2). From the 20th day onwards the young were anaesthetized with ether in order to obtain these data.

Behavioural development was determined by observing each litter in its cage and by using the following experimental methods (Brooks 1972):

1. Righting: The animal is placed on its back on a flat surface, and its ability to right itself is noted.
2. Cliff-drop aversion: The animal is placed on an elevated box, 7,5 cm high. Cliff-drop aversion is shown by moving away from the edge.
3. Negative geotaxis: The animal is placed facing down a slope at an angle of 45 °. Negative geotaxis is indicated by turning and moving up the slope.
4. Clinging ability: The animal is placed on a 0,5 cm wide bar, 5,5 cm high. Its ability to cling to and to walk along the bar is noted.
5. Contact: All the young from one litter are placed in a group. Contactual urge is shown by the tendency of the young to group together. A tendency to break away from this group indicates the development of exploratory behaviour.
6. Isolation: All the young from one litter are placed at equal distances (10 cm) apart. Posture as well as any vocalizations and motor responses are recorded.

To obtain an indication of the gonadal development of the young, the testes and ovaries were removed from three males and three females at the following intervals: a) 5 days; b) 10 days; c) 15 days; d) 20 days; e) 25 days; f) 30 days and g) 40 days.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 295—306

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

The tissues were fixed with Bouin's fluid and stored in 70 % alcohol. Paraffin wax was used for embedding, and all sections were stained in haematoxylin and eosin. An indication of testis development was obtained by measuring seminiferous tubule diameter, and of ovary development by noting the occurrence of Graafian follicles.

The information obtained from these sections was used in an attempt to correlate physiological development with the development of sexual behaviour patterns.

## Observations

### Litter size and sex ratio

Data were obtained from 11 litters varying in size from eight to 17 young, with $\bar{x} = 11,27$, and SD = 2,28. This was somewhat higher than was found by Meester (1960), who gave $\bar{x}$ as 8,53, with S.D. = 3,91. This difference is significant at the 5 per cent level ($t = 2,40$, 18 degrees of freedom; $0,05 > P > 0,02$). The single litter of 17 young was killed by the parents on day 1. The sex ratio of the remaining young at birth was 49 ♂♂ : 55 ♀♀. This does not differ significantly from a 1:1 ratio ($X^2 = 0,24$; $0,7 > P > 0,5$). The shortest interval between litters was 29 days (litters 3 and 5).

Mean mass and growth data are summarized in figures 1 and 2. Mass increase was greatest from birth until day 5 (fig. 1). Between the 38th and 40th days no increase was noted. Hind foot and ear length showed a similar initial period of rapid increase. Head-body and tail lengths experienced a more linear increase, the growth curves becoming flatter only from the 20th day onwards (Fig. 2).

### Physical development

General appearance at birth was similar to that noted by Meester (1960). The limbs, tail, nose and crown of the head were translucent pink in colour, the remainder of the body having a grey tinge. Corresponding to the mid-dorsal unpigmented zone described by Meester (1960) was a 'groove'. The belly skin was transparent, allowing the organs within to be seen. In all cases the umbilical cord had been bitten off very close to the belly surface by the mother.

On the second day a grey tinge began to appear on the tail, limbs and closed ear flaps. The mid-dorsal line began to appear in the head region, and corresponded to the unpigmented 'groove' noted at birth. This line slowly spread along the dorsal midline and then gradually faded out from the 13th day onwards.

The young were born with short, sparse hair approximately 2 mm in length. From the eighth day short, soft and dense hair began to appear, which grew to form the adult pelage. The spikier juvenile hair remained until the end of the observation period (40 days) but was absent from mature adults. At birth the tails of the young were naked, but from the second day short, spiky hair began to appear. In most of the young eruption of hair on the ears began on the eighth day.

The toes were fused at birth, but from the second or third day on the outer digit on each foot was separated. This was followed by complete separation of all the digits on the fourth or fifth day. In only one case (litter 4) were the toes fused until the sixth day.

The time of incisor eruption was consistent with that noted by Meester (1960). Lower incisors appeared one or two days after the uppers, and all incisors were present by the 13th day.

Eyes began to open on the 16th day except in litter 8, in which opening began on the 15th day and litter 9, in which it was delayed until day 18. This was again

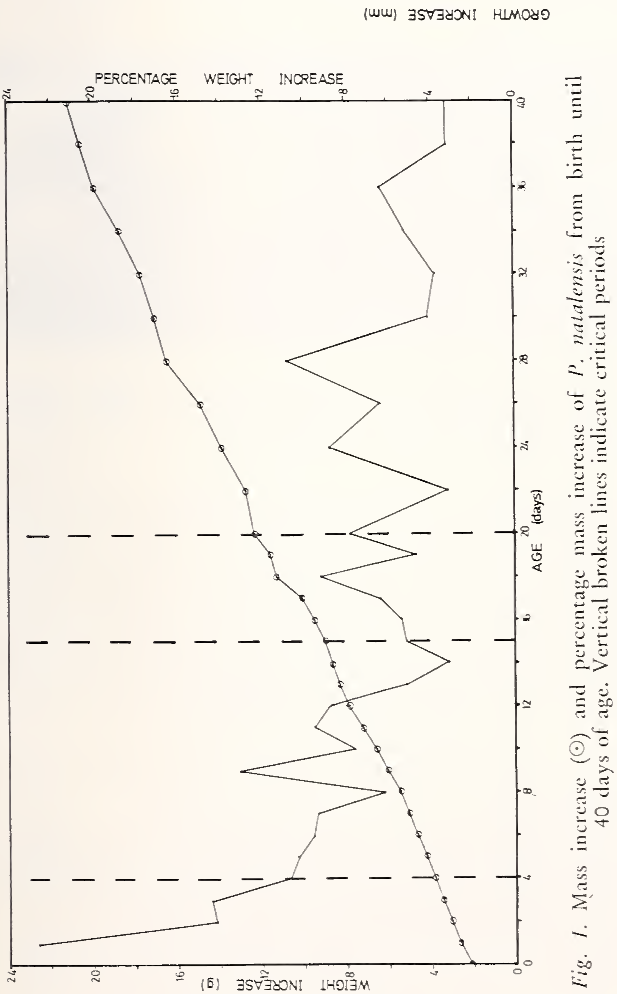



*Fig. 1.* Mass increase (⊙) and percentage mass increase of *P. natalensis* from birth until 40 days of age. Vertical broken lines indicate critical periods

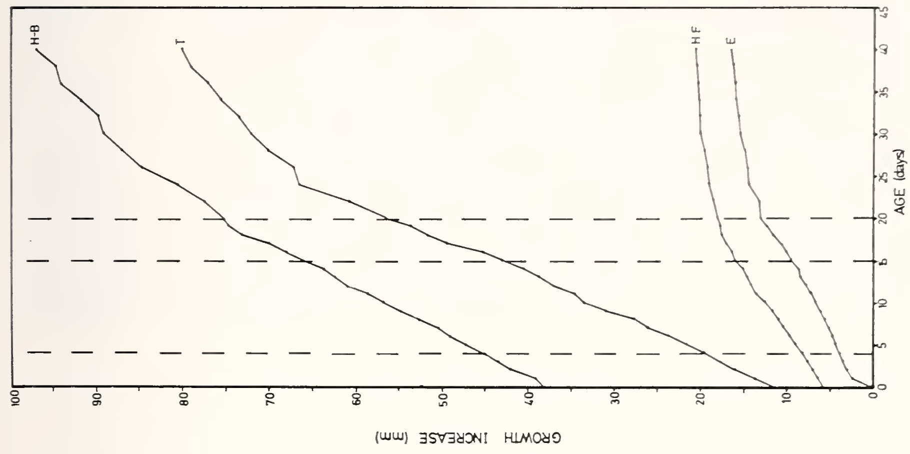



*Fig. 2 (right).* Growth curves of *P. natalensis* from birth until 40 days of age. Vertical broken lines indicate critical periods

consistent with the times noted by Meester (1960). Ear pinnae were folded and fused to the sides of the head at birth. Shortly afterwards they opened, but the meatus opened to allow hearing only on the 12th day in most young.

## Gonadal development

### *Ovaries*

Until the fifth day the majority of ovarian follicles were primary ones, spherical in shape, and containing a central oogonium. They were separated from the surrounding interstitial tissue by a single layer of follicular cells. In 10-day old animals primary follicles still predominated but some larger central ones had developed. These had a thicker layer of follicular cells and were thus in the first stages of growth. At 15 days this theca folliculi was well developed. By the 20th day the oogonia were surrounded by a well-defined zona pellucida, and could therefore be termed secondary follicles (fig. 3).

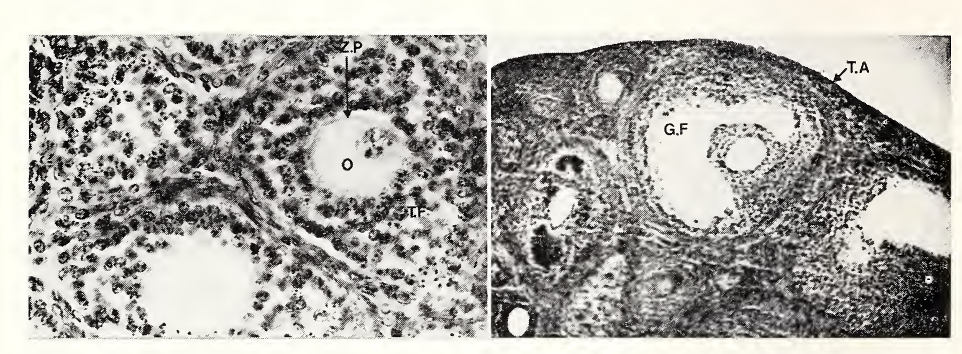



*Fig. 3 (left).* Section through an ovary of a 20-day old animal showing secondary follicles. T. F — theca folliculi; Z. P — zona pellucida; O — oogonium (X470). — *Fig. 4 (right).* Section through an ovary of a 40-day old animal showing a Graafian follicle. T. A — tunica albuginea; G. F — Graafian follicle (X115)

In 25-day old animals atretic follicles were noted. This phenomenon may occur at any stage in the development of a particular follicle, and in many cases the oogonium had disintegrated, while the follicular cells had rounded off and floated into the central fluid as small, round, deeply stained particles. Secondary follicles were numerous at this time, and at 30 days had become much enlarged. By the 40th day mature follicles had developed as a result of an accumulation of follicular fluid. A few Graafian follicles were also seen near the margins of the ovaries. No corpora lutea were observed and it was assumed that ovulation had not occurred (fig. 4).

### *Testes*

At five days of age the testes were inactive and seminiferous tubules were clearly delineated by well-formed basement membranes. Little interstitial tissue was present, as at 10 days of age, by which time the tubules contained only spermatogonia adjacent to the basement membrane, gonocytes and supporting tissue (fig. 5).

Some spermatogonia were undergoing mitotic divisions which gave rise to primary spermatozoa in 15-day old animals. Here the number of dividing cells was greater and small lumina had developed in some of the tubule centres. At each stage tubule diameter was noted to increase in size (fig. 7). Little difference was observed between

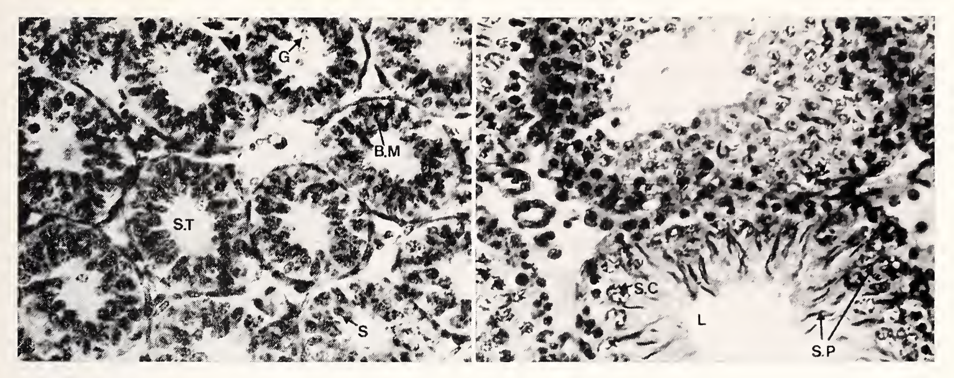



*Fig. 5 (left).* Section through the testis of a 10-day old animal showing spermatogonia and gonocytes. G — gonocyte; S. T — seminiferous tubule; S — spermatogonium; B. M — basement membrane (X470). — *Fig. 6 (right).* Section through the testis of a 40-day old animal showing spermatozoa. S. C — primary spermatocyte; S. P — spermatozoa; L — lumen (X470)

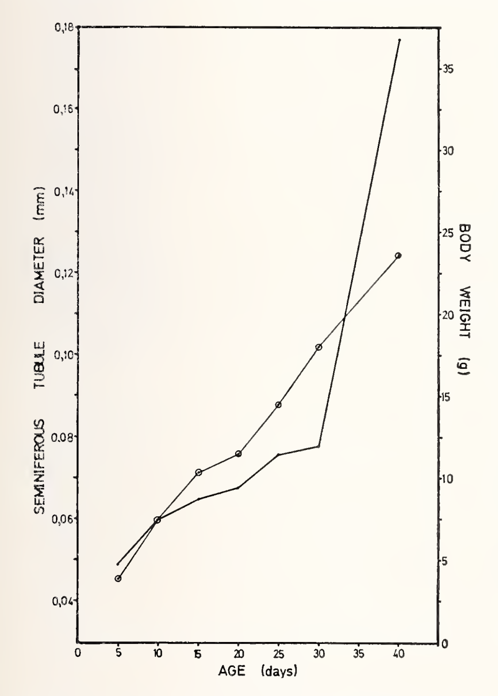



*Fig.* 7. Body mass (⊙) and seminiferous tubule diameter in *P. natalensis* from birth until 40 days of age

15- and 20-day old animals, apart from an increase in the amount of interstitial tissue as well as the number of tubules with lumina.

At 25 and 30 days large central gonocytes were observed and the interstitial tissue had continued to build up, indicating that production of spermatozoa would soon occur. Tubule lumina in these sections had also become larger but only in 40-day old animals had spermiogenesis occurred, allowing the formation of spermatozoa from spermatids. Spermatozoa were still attached to Sertoli cells, however, and had not been released into the seminiferous tubule lumina (fig. 6). At this time many spermatogonia were undergoing mitosis and the interstitial tissue had decreased. No sperm were noted in any of the epididymal tubules, thus indicating that productive matings were not possible.

## Behavioural development

This is discussed in relation to the natural periods described by Williams and Scott (1953) in house mice. The duration of these periods is determined by various developments in the growth and maturation of the animals. The periods have therefore been adjusted to allow for differences in rate of development in the two species concerned. The four major stages are: a) neonatal period (0—4 days); b) transition period (5—14 days); c) socialization period (15—20 days); and d) juvenile period (21 days — maturity).

*Neonatal period (0–4 days)*

This period is defined as that during which development is mainly in growth and strength and in which few overt behaviour patterns develop which are not present at birth (WILLIAMS and SCOTT 1953).

A sense of smell appeared to be present from birth. This was confirmed by small upward and sideways movements of the head, which seemed to be associated with sniffing. The most strongly developed sense during this stage was touch, as shown by the tendency of the young to keep in close contact with one another. Eyes were not open and were seen as dark bulges below the skin surface. Ear pinnae unfolded on the second day in most litters, but hearing was not present.

The young crawled forwards with their hind limbs splayed out on either side of the body. The head, belly and tail were dragged along the ground. The young usually moved in a tight circle, hardly using their hind limbs at all. When stationary they frequently took up a characteristic pose with their limbs tucked in and their heads resting between their forefeet.

At birth the young were unable to right themselves but by the second day most were able to do so by twisting the body and rolling over. However, those of litter 4 only began righting themselves on the third day. The young did not complete the cliff-drop aversion test successfully, and fell off the elevated box. Similarly they were unable to cling to the raised bar during the clinging test. Negative geotaxis was not exhibited and the young remained at the base of the slope with their heads pointing downwards. On the second and third days they began to turn around, trying to face upwards, but were unable to climb due to their inability to grip on to the surface of the slope.

Soft 'puffing' was the only sound made, apart from a very plaintive high-pitched squeak. Puffing occurred with the mouth slightly open and usually in times of stress, such as disturbance of a litter, or during isolation of individual members. When subjected to the various performance tests puffing was prolonged. Because the young were unable to hear at this stage it would seem that puffing served to attract the attention of the parents.

The young suckled to obtain nourishment, and were easily detached from their mothers' nipples. Faeces were eaten by the parents, and elimination often seemed to be induced by the adults licking the ano-genital regions of their young. No self-grooming was noted, except in litter 6 where feeble attempts at scratching were seen. All young were groomed by their parents. Contactual behaviour was present from birth although efforts to maintain contact were limited by the poorly developed motor abilities. Head-waving and short aimless wandering seemed to indicate a need to make contact with other littermates. When isolated the young were unable to make contact with their littermates until the second or third days. This was attributed to their inadequate motor abilities and their inability to sense the presence of their littermates. When they did meet they remained together in a close-pressed group. No aggressive encounters or behaviour were noted, and neither play nor sexual behaviour was observed. On the third day disturbance of a litter in the nest resulted in a 'scatter response', with the young moving quickly and aimlessly in all directions. Mortality was fairly high during this period (see Table) and resulted from killing or accidental squashing of the young by their parents. When they were returned to their cages after observation periods, the parents retrieved them by gripping the loose skin in the dorsal region between their incisors, and carrying them by this.

*Transition period (5—14 days)*

This period is defined as including the development of hearing, walking and running as well as the appearance of the body fur. It ends immediately before the opening of functional eyes (Williams and Scott 1953).

Although the ear pinnae had unfolded during the neonatal period, the meatus opened only on the 12th day of litters 6, 7, 10 and 11. Response to loud sounds was immediate and was shown by a startle reaction. Sight did not develop but the eye slits became deeper and better formed. Most reactions during this period were therefore controlled by tactile, thermal and olfactory stimuli, as well as by sound in some cases.

Locomotion improved rapidly and this may have been partly attributable to the freed digits. The bellies of the young were still dragged on the ground until approximately the fifth to eighth day. Thereafter the limbs seemed strong enough to support the young animals. Walking was shaky and followed a circular path at first, but by the seventh day movements were less aimless. The tail was dragged along the ground until the 10th to 12th day. Running began at this time but was slow and hesitant at first. Inefficient jumping began on day 13 in litter 3. The righting response was performed immediately the young were placed on their backs. From the eighth day onwards they began to move away from the edge of the elevated box in the cliff-drop aversion test. When placed on the bar in the clinging test, the young were agile enough to attempt to move along it, but often slipped off. Negative geotaxis was exhibited from the sixth day on in most litters, and at the end of this period they climbed unhesitatingly to the top to the slope.

Puffing was still the most frequent sound produced, although it occurred much less often and had usually disappeared by the beginning of the socialization phase. From the seventh day on small, forceful, high-pitched squeaks were made by the young when they were disturbed or handled.

They still obtained their nutrition by suckling and the faeces continued to be eaten by the parents. Most self-grooming involved scratching. On the eighth day the first attempt at face-washing was seen (litter 7), consisting of a feeble motion involving wiping the nose with one forepaw. Overbalancing frequently occurred, especially towards the end of this period, when the young animals attempted to use both forepaws at once. During this activity the anterior part of the body was never lifted far off the ground as in adult grooming behaviour. Occasional attempts were observed at licking the forepaws while face-washing. By the 12th day self-grooming was not yet efficient but was a frequent activity when not sleeping. On the 13th day litters 3, 4, and 11 exhibited mutual grooming which involved licking and nuzzling in the neck and ear regions of littermates. This occurred most frequently when together in the nest.

Efforts to maintain contact with parents and littermates were more productive due to the improved locomotory abilities of the young. On the 10th day the young of litter 8 willingly moved away from their littermates for short periods. This signified the development of an exploratory urge. When isolated the young still strove to make contact with their littermates, and after meeting remained together in a close-pressed group. Aggressive behaviour was still not noted, and neither play nor sexual behaviour seemed to have developed. The scatter response was still present, and when handled the young often jumped vertically into the air. These hops were characteristically associated with a 180° rotation of the body, and a short, sharp squeak. Two or three of these were usually repeated in quick succession. The parents were still very attentive to their young, and continued to retrieve them when they were returned to their cages after observation periods. Mortality was low

and involved only two litters, the young being killed by their parents (litters 6 and 10).

*Socialization period (15–20 days)*

This period begins with the opening of the eyes and is therefore characterised by the first social interactions between littermates, and by an increase in exploratory behaviour (Williams and Scott 1953). Incisor eruption also occurs.

Hearing was present in all young by this time, and became increasingly acute. Eyes began to open in litter 8 on the 15th day but in litter 9 only on the 18th day. One eye usually opened before the other, but at first the eyes were kept open only when exploring. For the remainder of the time they were kept shut, presumably in order to rest them and to exclude glare. Running was the most common mode of locomotion and had increased in speed and agility. Jumping had begun on the 13th day, and although not very high at first it gradually increased in efficiency. Cliff-drop aversion was well developed and on the 15th day the young began to climb off the elevated box. In the clinging test the young were able, from the 14th day onwards, to walk along the 0,5 cm wide bar without slipping. Immediate negative geotaxis continued to be exhibited. High-pitched squeaks were most frequently produced, but from the 17th day on an occasional deeper and rougher adult-sounding squeak was heard.

On the 17th day the young began to show an interest in solid food by gnawing and smelling at mouse pellets. On the 20th day they were seen to eat and thus weaning was assumed to have occurred. This was voluntary and whatever suckling was observed after this period was not prolonged. (Meester 1960, assumed that weaning occurred only when the young had stopped all nursing. In this study weaning was assumed to have occurred as soon as solid food was taken in by the young.) The efficiency of self-grooming increased during this stage and included face, body and tail cleaning. The young began to raise the anterior part of their bodies and could maintain their balance more efficiently.

The young made and maintained contact with one another but exploratory wanderings were more frequent. Because their eyes had opened and hearing had developed they could locate their littermates more easily. After brief encounters they would part to explore their surroundings.

On the 15th day the young of litters 6, 8 and 9 attempted to bite the observer when handled. This was usually accompanied by a low rough squeak. No aggressive encounters between littermates were noted. Play was observed from the beginning of this period. The young ran and jumped skittishly in the observation cage, without provocation and often initiating similar behaviour in the remainder of the litter. No sexual behaviour was noted and testes were not scrotal at this time. Any loud or unusual sound caused immediate dispersal from the nest. Parental grooming was much reduced, probably as a result of increased self-grooming by the young. The members of each family continued to nest together and no deaths were recorded during this phase.

*Juvenile period (21 days - maturity)*

The behaviour during this period is defined as being essentially adult in nature with the exception of sexual behaviour and care of the young (Williams and Scott 1953).

All sense organs were functioning but the young were initially more agitated by sound and sight stimuli than were their parents. Towards the end of this period their activities settled down into the more unhurried adult pattern. Jumping was efficient and reached a height of approximately 40 cm when the young were 40 days

old. They tended to run rather than walk about, but when disturbed often sat motionless. The rough squeak described in the previous phase was still heard and was louder, but used less frequently. The young ate solid food and drank water, and little if any suckling behaviour occurred. No specific defaecation site was noted. Grooming occurred frequently and included face and body cleaning. Mutual grooming was more prolonged and frequent, but was not commonly observed in mature adults, indicating that this behaviour decreased in frequency after 40 days of age. The young huddled together when sleeping or frightened, but for the rest of the time explored individually or in groups. They never remained isolated for long periods but frequently parted to explore their surroundings.

The young continued to become agitated in the presence of the observer, and attempts to bite when handled were more frequent. From the 35th day onwards tail-rattling was observed. Aggressive encounters between littermates were still not noted, although when an animal was accidentally returned to the wrong cage it was pursued by the inhabitants and threat posture was adopted when encounters occurred. The stranger alternated between escape attempts and short periods of immobility during which its forelimbs were raised over its chest. No attacks were made on the strange animal, however. Similar play activities to those described in the previous phase were observed. On the 26th day some of the chasing noted during play was accompanied by ano-genital nuzzling. In litter 7 attempts at mounting were noted on the 36th day. These were preceded by ano-genital sniffing after which one animal was seen chasing another, with brief attempts at mating when the leading mouse (a female) stopped to rest. This appeared similar to adult mating behaviour. Testes became scrotal on the 26th day in litters 4 and 5.

The young were independent of their parents during this period but nevertheless continued to nest with them. Litters 3, 5 and 10 were produced by the same parents and it was noted that litter 3 attempted to care for the next litter (5) by grooming them and retrieving the members when they were returned to the cage after observation. This was not discouraged by the parents, and no attempt was made by them to oust litter 3 from the nest.

## Discussion

### Physical development

Percentage mass increase was highest from birth to the first day and, with some fluctuation, decreased from then onwards. This differed slightly from the situation noted by MEESTER (1960) where the percentage increase for the second to the fourth day was highest, followed by a gradual decrease. He explained this in terms of a 'slight set-back which occurs at birth and is made good during the next few days' (MEESTER 1960).

Comparison of mortality rates showed that young conceived in the wild experienced a higher mortality rate i. e. 50 %, as opposed to 22,7 % amongst young conceived in captivity. Mortality was highest during the neonatal period (Table), and usually resulted from killing by parents. This could be attributed to the fact that the parents had not habituated to their captive condition or to the frequent handling and disturbance of their litters. In only two cases did death occur during the transition period (litters 6 and 10). The young of litter 6 were killed by the mother as they were returned to the cage after the observation period, which would support the suggestion that handling and disturbance of the young may be responsible for their deaths. After the transition period they were capable of avoiding their parents in the event of attempts to injure them.

**Litter size and survival of young *P. natalensis***

| Litter no. | Mating | Litter size | Survival | |
|---|---|---|---|---|
| | | | End of neonatal period | End of transition period |
| 1 | Wild | 17 | 0 | 0 |
| 2 | Wild | 8 | 3 | 3 |
| 3 | Captive | 10 | 6 | 6 |
| 4 | Captive | 11 | 8 | 8 |
| 5 | Captive | 12 | 12 | 12 |
| 6 | Wild | 9 | 9 | 5 |
| 7 | Wild | 11 | 6 | 6 |
| 8 | Captive | 12 | 12 | 12 |
| 9 | Captive | 11 | 10 | 10 |
| 10 | Captive | 11 | 11 | 5 |
| 11 | Captive | 12 | 8 | 8 |
| | | $\bar{x}$ = 11.27 | | |
| | | SD = 2.28 | | |

## Behavioural development

According to Scott (1962) there are three major kinds of critical period phenomena:
1. Optimal periods for learning;
2. Optimal periods for infantile stimulation;
3. Optimal periods for the formation of basic social relationships.

These phenomena depend on the development of various physical features. They therefore occur at different stages in the growth of *P. natalensis* and *Mus musculus,* and do not necessarily develop during the same natural periods in the two species.

Williams and Scott (1953) have noted that the neonatal period is a critical one for survival and is characterised by neonatal nutrition i. e. suckling. Deaths that do occur usually result from injuries inflicted by the parents, as noted above. Scattering is an important survival technique, although it is not very well developed at this stage.

It is during the transition period that motor abilities develop rapidly, allowing the young greater contact with their littermates and parents. This is important in that more opportunities for infant stimulation and learning are provided. Scott (1962) notes that any strong emotion (hunger, fear, pain or loneliness) speeds up socialization, and during the transition period fear is shown, when the young are disturbed, by their characteristic hops. King (1958) notes that *Peromyscus maniculatus* shows a similar reaction but only after the development of perceptual awareness of the environment. In *P. natalensis* fear may not facilitate social bonding at this time, because the associated hopping activity is not perceived by littermates and therefore cannot affect them until the socialization phase, when sight develops. Although the young become confident enough to explore on their own by the end of the transition period, their attempts to remain in close contact with their littermates in times of fear indicate that bond formation has begun to develop.

The socializiation phase is the most critical one for the formation of basic social relationships. Williams and Scott (1953) note that due to the advance in physical development (sight and hearing) during this phase the young are liable, in natural conditions, to come into contact with strange animals for the first time. This will contribute to the development of social bonds. Voluntary interactions within the

family in the form of mutual grooming, play and agonistic behaviour are probably the most important, allowing the basic social bonds to form.

From the beginning of the juvenile period the young are weaned and are therefore theoretically able to fend for themselves. Nevertheless the high degree of tolerance that *P. natalensis* shows for conspecifics allows large groups of animals to live amicably together. Sibling care was noted in family groups in which a new litter was born while the previous one was still growing up. This, however, included only grooming and attempts at retrieving the young of the second litter. Mutual grooming between siblings of the same litter may play a part in the formation and maintenance of bonds between them.

Sexual behaviour is the most important development during this phase although young *Praomys* have been recorded to give birth from only approximately 77 days onwards (Meester 1960). Assuming a minimum gestation period of 23 days (Meester 1960), this implies that animals were able to mate successfully from about 54 days. The histological preparations of testes and ovaries confirm this. By 40 days of age no ovulation had occurred in females. In males no sperm were observed in the epididymides, and few in the seminiferous tubules of the testes. Gonadal development appeared to be sufficiently advanced in both sexes to promote sexual behaviour. This did not encompass courtship and true mating by 40 days of age, but was still mainly concerned with exploratory attempts at copulation.

The appearance of these behaviour patterns corresponds with the maturation of the gonads in both sexes, thus suggesting a causal relationship between physiological and behavioural development.

The four natural periods can be regarded as being highly significant in that they reflect critical periods in behavioural development, and particularly development of social behaviour. Although no social relationships are formed during the neonatal period, it is an important one for survival. The transition phase, with its improved locomotory abilities, allows more contact with the immediate family, thus allowing the formation of the first social bonds. Development of sight and hearing during the socialization period are probably the most critical factors leading to the development of social relationships, both within the family and with other strangers that the animal may meet in his natural surroundings. Finally the juvenile phase marks the development of agonistic encounters as well as sexual behaviour. Later on in the life of the animals other critical periods in behavioural development may occur.

## Acknowledgements

Thanks are due to Mr. K. B. R. Willan for collecting most of the animals studied and to Mr. R. M. Baxter, for advice on techniques of observation. Particular thanks are due to Mr. L. R. Alexander for assistance and advice concerning the histological aspects of this study. Financial support for this project from the South African Council for Scientific and Industrial Research and the University of Natal Research Committee is gratefully acknowledged.

## Summary

The postnatal development of 10 litters of *P. natalensis* was studied from birth until 40 days of age. Litter size, sex ratios and mortality were noted and compared with the findings of Meester (1960), as was physical development. Various experimental techniques, as described by Brooks (1972), were used to follow the development of motor abilities as well as certain behaviour patterns of the young. Parent-offspring relationships concerned with grooming, suckling and juvenile mortality were noted. Histological preparations were made of the gonads of the young at 5, 10, 15, 20, 25, 30 and 40 days of age in an attempt to relate physiological development with the development of sexual behaviour. Behavioural development was recorded during the four natural periods described by Williams and Scott (1953),

i. e. neonatal, transition, socialization and juvenile periods. The duration of these periods was slightly modified to allow for different times of occurrence of the significant developmental changes (Williams and Scott 1953; Scott 1962) on which the periods are based. Critical periods of behavioural development were related to these natural periods.

## Zusammenfassung

*Jugendentwicklung von Praomys (Mastomys) natalensis (A. Smith, 1834)*

Die postnatale Entwicklung von *Praomys (Mastomys) natalensis* in Gefangenschaft wurde an 10 Würfen bis zum Alter von 40 Tagen verfolgt. Wurfgröße, Geschlechterverhältnis und Sterblichkeit konnten erfaßt und mit den von Meester (1960) gefundenen Werten verglichen werden. Im Weiteren wurde die körperliche Entwicklung beschrieben. Zur Ermittlung der Entwicklung motorischer Fähigkeiten und bestimmter Verhaltensweisen dienten Methoden von Brooks (1972). Auf die Eltern-Kind-Beziehungen (gegenseitiges Putzen, Säugen, Töten der Jungen) wurde eingegangen. Die Gonadenentwicklung konnte anhand von histologischen Präparaten im Alter von 5, 10, 15, 20, 25, 30 und 40 Tagen verfolgt und mit der Entwicklung des Sexualverhaltens verglichen werden. Die Entwicklung des Verhaltens wurde in vier von Williams und Scott (1953) definierte Perioden gegliedert (Stadium der Neonaten, des Übergangs, der Sozialisation, der Juvenilen) und beschrieben.

## References

Brooks, P. M. (1972): Post-natal development of the African bush rat, *Aethomys chrysophilus*. Zool. Afr. **7**, 85—102.

Johnston, H. L.; Oliff, W. D. (1954): The oestrous cycle of female *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) as observed in the laboratory. Proc. Zool. Soc. Lond. **124**, 605—613.

King, J. A. (1958): Maternal behaviour and behaviour development in two subspecies of *Peromyscus maniculatus*. J. Mammal. **39**, 177—190.

Maximov, A.; Bloom, W. (1947): A textbook of histology. Philadelphia, London: W. B. Saunders Co.

Meester, J. (1960): Early post-natal development of multimammate mice *Rattus (Mastomys) natalensis* (A. Smith). Ann. Transv. Mus. **24**, 35—52.

Meester, J.; Hallett, A. F. (1970): Notes on early post-natal development in certain South African Muridae and Cricetidae. J. Mammal. **51**, 703—711.

Oliff, J. D. (1953): The mortality, fecundity and intrinsic rate of natural increase of the multi-mammate mouse, *Rattus (Mastomys) natalensis* (Smith) in the laboratory. J. Anim. Ecol. **22**, 217—226.

Scott, J. P. (1962): Critical periods in behaviour development. Science 138, 949—958.

Turner, C. D.; Bagnara, J. T. (1971): General endocrinology. Philadelphia, London: W. B. Saunders Co.

Williams, E.; Scott, J. P. (1953): The development of social behaviour in the mouse, in relation to natural periods. Behaviour **6**, 35—64.

*Authors' address:* Miss C. M. Baker und Dr. J. Meester, Department of Zoology, University of Natal, Pietermaritzburg, 3201, South Africa

# Markierungsverhalten von Streifenhyänen, *Hyaena hyaena*, im Zoologischen Garten Zürich

Von I. Rieger

*Aus der Tierpsychologischen Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten*
*Leitung: Prof. Dr. H. Hediger*

*Eingang des Ms. 16. 12. 1976*

## Einleitung

Angaben über das Verhalten von Streifenhyänen finden sich nur sporadisch in der Literatur. Eine Publikation über das Markierungsverhalten veröffentlichte Holzapfel (1939). Weitere Angaben finden sich in einer neueren Arbeit von Kruuk (1976). Die vorliegenden Resultate sollen neben einer qualitativen Beschreibung der Verhaltenselemente, die im Zusammenhang mit dem Markierungsverhalten stehen, zusätzlich quantitative Informationen vermitteln.

## Material und Methoden

Der Zoologische Garten Zürich verfügte während der Beobachtungszeit (Mai 1974—April 1975) über fünf Streifenhyänen. Ein adultes Männchen (B) und zwei adulte Weibchen (A, M) waren seit Sommer 1972 in Zürich. Die Wurfgeschwister B und M wurden im Zoologischen Garten von Heidelberg, BRD, von Hand aufgezogen, A wurde von Artis, Amsterdam, NL, erworben.

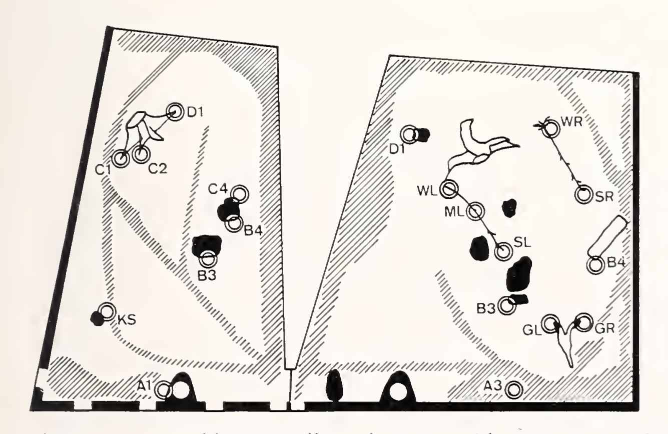



*Abb. 1.* Grundriß der beiden Hyänengehege des Zoologischen Gartens Zürich. Beobachter und Zuschauer standen auf dem Weg, der zwei Meter über dem Gehegeboden-Niveau vor den Gehegen durchführte. Die schwarzen Flächen stellen größere Steine dar. Im linken Gehege ist ein Wurzelstock, im rechten Gehege sind deren zwei, ferner ein hohler Stamm und zwei geknickte Bäume. Schraffiert sind die Hauptwechsel, mit Doppelkreisen sind die Markierungsstellen eingetragen. Markierungsstellen, deren Bezeichnung eine Ziffer enthalten, waren ortstreu, diejenigen mit Bezeichnungen aus zwei Buchstaben konnten von den Tieren mehr oder weniger gut in den Gehegen umherbewegt werden

Am 11. 3. 1974 warf A erstmals ein weibliches Jungtier (C), das von Familie Eisenring 13 Wochen lang handaufgezogen werden mußte. Am 1. 7. 1974 warf A zum zweitenmal, wiederum ein weibliches Tier (D), das sie erfolgreich selbst aufzog. D blieb bis ins Alter von fünf Monaten bei ihrer Mutter A. Die kommenden vier Monate mußte das Jungtier isoliert gehalten werden, damit es einen Beinbruch ausheilen konnte. Danach wurde es mit der bis dahin isoliert gehaltenen C zusammengelassen.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 307—317

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Die Tiere wurden während 141 Stunden beobachtet. Während dieser Zeit waren B und M 85 Stunden und A und B 33 Stunden zusammen. Den Tieren standen zwei Außengehege zur Verfügung (Abb. 1), die sie jeweils allein oder zu zweit belegten (die beiden Weibchen konnten nicht gleichzeitig im gleichen Gehege gehalten werden, da sie sich sofort angefallen hätten).

Die Markierungsdauer wurde entweder mit der Stoppuhr direkt bestimmt oder indirekt, indem Beginn und Ende des Verhaltenselementes auf das dann ohne Unterbrechung laufende Tonband protokolliert und später, bei der Niederschrift des Protokolls, mit der Stoppuhr ausgemessen wurde.

## Ergebnisse

Hediger (1949) unterschied optische, akustische, olfaktorische und kombinierte Markierungsmethoden. Wenn ich im folgenden von Markieren spreche, so verstehe ich darunter olfaktorisches Markieren (scent marking), ein Verhalten, bei dem eine Marke zurückbleibt. Da die Funktion des Markierens in den wenigsten Fällen experimentell geprüft wurde (z. B. Nyby et al. 1970; Rall 1971; Rasa 1973), forderte Schenkel (1966) eine beschreibende Definition des Markierens, wie sie beispielsweise Ewer (1968) gibt: "Specialiced motor patterns to deposit the chemical signals on environmental objects or other animals of the same species."

Zum Markierungsverhalten gehören bei den Streifenhyänen folgende Verhaltenselemente:

Markieren: Die ausgestülpte Analtasche wird näher als zehn Zentimeter an einen Gegenstand gebracht (Abb. 2).

Markierungsschnuppern: Die Nase eines Tieres befindet sich näher als zehn Zentimeter an einer bekannten Markierungsstelle.

Imprägnieren: Ein Tier berührt mit einer Halsseite oder einer Schulter eine bekannte Markierungsstelle (Abb. 6).

### Markieren

Hyänen und Marderartige haben Analdrüsen, die in eine Hauttasche zwischen Schwanzwurzel und Rectum münden, die jedoch meines Wissens nur von den Hyänen ausgestülpt werden können (Pocock 1916; Schaffer 1940; Grasse 1955; Ortmann 1960; Stubbe 1970, 1972). Zum Markieren steigt die Streifenhyäne über das zu mar-



*Abb. 2.* Weibchen M markiert an der Markierungsstelle GL. Die ausgestülpte Analtasche ist deutlich sichtbar

kierende Objekt, hebt den Schwanz an, stülpt die Analtasche aus, flexiert die Hinterbeine und krümmt den Rücken, bis die Analtasche in die unmittelbare Nähe der Markierungsstelle gelangt (Abb. 2). Markierungssekret wurde in den meisten Fällen nicht so viel abgegeben, daß es auf Distanz hätte erkannt werden können. Jedoch immer, wenn eine Stelle zum erstenmal markiert wurde, wurde auch eine sichtbare Marke hinterlassen. Dies erreichte das Tier, indem es die Analtasche stempelartig auf das zu markierende Objekt preßte und auf diese Weise etwas Sekret abstreifte, oder indem es die Analtasche einige Zentimeter über der Markierungsstelle vor- und zurückbewegte, bis eine Sekretportion herunterfiel (Abb. 3).

Markierungsstellen: Streifenhyänen im Zoologischen Garten deponierten ihr Markierungssekret nur an wenigen Stellen (Abb. 1), die alle zwischen fünf und dreißig Zentimeter über den Boden ragten. Die Frage, ob Streifenhyänen wie Fleckenhyänen bevorzugt entlang von Territoriumsgrenzen markieren, konnte im Zoologischen Garten nicht gelöst werden, da einerseits die Außengehege zu klein waren und anderseits jede in den Gehegen vorhandene Erhöhung, die eine Streifenhyäne übersteigen konnte, eine Markierungsstelle trug. Die Markierungsstellen waren entlang von Gehegeabschrankungen nicht gehäuft.

Alle Markierungsstellen, die während der Beobachtungszeit immer wieder neu beduftet wurden, befanden sich auf größeren Steinen oder Wurzelstöcken, die nicht umherbewegt werden konnten. Andere Markierungsstellen dagegen waren nicht ortsgebunden, sondern konnten von den Tieren umhergetragen werden, beispielsweise auf einem abgebrochenen Ast. Solche Markierungsstellen wurden nur während einer beschränkten Dauer (einige Wochen) benützt. In seltenen Fällen markierte ein Tier auch ein Fleischstück.



*Abb. 3a (links).* Markierungssekret auf einem Löwenzahn-Blatt. Weibchen A markierte mehrere Pflanzen des rechten Geheges in der ersten halben Stunde, als es zusammen mit Männchen B dieses Gehege erstmals betrat (Mai 1974) (Photo: Prof. Dr. H. Hediger). — *Abb. 3b (rechts).* Markierungsstelle B4 des linken Geheges. Im Winter konnte öfter beobachtet werden, wie kleinere Singvögel (hier *Fringilla coelebs)* Markierungssekret aufpickten

*Tabelle 1*

**Verteilung des Markierens der einzelnen Individuen auf die verschiedenen Markierungsstellen**

n = Anzahl Beobachtungen

| Markierungsstelle | Individuen | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | A | | B | | C | | D | | M | | Summe | |
| | n | | n | | n | | n | | n | | n | |
| A1-links | 5 | 3 % | | | | | | | | | 5 | 1 % |
| B3-links | 32 | 22 % | 9 | 8 % | | | | | 1 | 2 % | 42 | 12 % |
| B4-links | 58 | 41 % | 3 | 3 % | | | | | 3 | 6 % | 64 | 19 % |
| C1-links | 36 | 26 % | 58 | 54 % | | | | | 19 | 40 % | 113 | 33 % |
| C2-links | | | 4 | 4 % | 4 | 11 % | | | | | 8 | 2 % |
| C4-links | 2 | 1 % | 9 | 8 % | | | | | 3 | 6 % | 14 | 4 % |
| D1-links | 10 | 7 % | 14 | 13 % | 32 | 89 % | 3 | 100 % | 16 | 33 % | 75 | 22 % |
| KS-links | | | 7 | 6 % | | | | | 4 | 8 % | 11 | 3 % |
| übrige | | | 4 | 4 % | | | | | 2 | 4 % | 6 | 2 % |
| n | 143 | | 108 | | 36 | | 3 | | 48 | | 338 | |
| A3-rechts | | | 5 | 5 % | 2 | 7 % | | | 5 | 7 % | 12 | 6 % |
| B3-rechts | | | 1 | 1 % | 3 | 11 % | 5 | 83 % | 2 | 3 % | 11 | 5 % |
| B4-rechts | | | 1 | 1 % | | | | | 1 | 1 % | 2 | 1 % |
| D1-rechts | | | | | | | | | 17 | 25 % | 17 | 8 % |
| GL-rechts | | | 1 | 1 % | | | | | 2 | 3 % | 3 | 1 % |
| GR-rechts | | | 43 | 39 % | 16 | 59 % | | | 5 | 7 % | 64 | 30 % |
| ML-rechts | | | 14 | 13 % | 5 | 19 % | | | 12 | 18 % | 31 | 14 % |
| SL-rechts | | | 4 | 4 % | | | | | 2 | 3 % | 6 | 3 % |
| SR-rechts | | | 12 | 11 % | 1 | 4 % | 1 | 17 % | 9 | 13 % | 23 | 11 % |
| WL-rechts | | | 1 | 1 % | | | | | 8 | 12 % | 9 | 4 % |
| WR-rechts | | | 22 | 20 % | | | | | 5 | 7 % | 27 | 13 % |
| übrige | | | 7 | 6 % | | | | | 2 | 3 % | 9 | 4 % |
| n | | | 111 | | 27 | | 6 | | 68 | | 214 | |

In Abb. 1 sind die Markierungsstellen eingetragen. Die einzelnen Markierungsstellen wurden von einem Tier nicht alle mit der gleichen Häufigkeit beduftet (Tab. 1).

Für jedes Tier konnte statistisch gesichert ($\chi^2$, $P < 0.005$) nachgewiesen werden, daß es die einzelnen Markierungsstellen in einem Gehege nicht mit gleicher Häufigkeit beduftete. Die hohen Prozentwerte an einzelnen Markierungsstellen lassen den Schluß zu, daß jedes Individuum gewisse Markierungsstellen bevorzugte. Beispielsweise benützten B und M die Stelle C1-links häufiger als erwartet, A dagegen markierte häufiger als erwartet am Stein im Raumfeld B4. Das handaufgezogene Jungtier C benützte beinahe ausschließlich die Markierungsstelle D1-links, die auch vom Weibchen M relativ oft benützt wurde. Die Markierungsstelle A1 am Trinkbeckenrand des linken Geheges wurde nur vom Weibchen A beduftet. Im Januar 1975, als D allein im linken Gehege war, markierte sie einige Male daran. D war damals ausschließlich in den Raumfeldern A1, A2, A3 und B5. So war es verständlich, daß sie zum Markieren nicht die „abgelegenen" Markierungsstellen aufsuchte, sondern das acht Zentimeter hohe Mäuerchen des Wasserbeckenrandes benützte. Die andern Tiere suchten diese Stelle nie zum Markieren auf. Dies zeigte, daß den Zürchern Streifenhyänen genügend adäquate Markierungsmöglichkeiten zur Verfügung standen, im Gegensatz zu den Streifen- und Fleckenhyänen von Holzapfel (1939) und den Braunen Hyänen von Young (1967), die sehr häufig am Wasserbeckenrand markierten.

Markierungsfrequenz: Die Markierungsfrequenz war vormittags größer als nachmittags (Abb. 4). Diese Feststellung steht im Gegensatz zur Beobachtung von Holzapfel (1939), die eine Steigerung der Markierungshäufigkeit gegen Abend fand. Dabei kann es sich nicht um einen Einfluß der Fütterungszeit handeln, denn sowohl

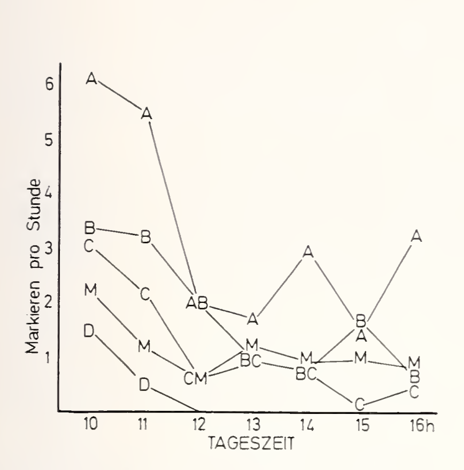



*Abb. 4.* Markierungsfrequenz in Abhängigkeit von der Tageszeit der fünf Streifenhyänen A, B, C, D und M des Zoologischen Gartens Zürich

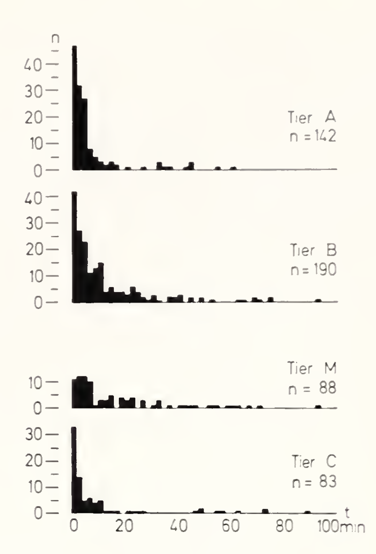



*Abb. 5.* Verteilung der Pausen zwischen zwei Markierungsakten der Streifenhyänen A, B, C und M

die von HOLZAPFEL beobachteten Tiere wie die Zürcher Streifenhyänen wurden abends gefüttert.

Die Dauer zwischen zwei Markierungsakten eines Tieres ist aus Abb. 5 ersichtlich. Diese Abbildung zeigt, daß ein Tier häufig in Abständen von der Größenordnung einiger Minuten markierte, d. h. die einzelnen Markierungsakte folgten oft in Serien.

Diese Eigenschaft galt für die drei erwachsenen Streifenhyänen ebenso wie für das Jungtier C. Vom zweiten Jungtier D konnten nicht genügend Abstände zwischen zwei Markierungsakten ausgemessen werden (n=9), denn Jungtier D markierte allgemein recht selten (vgl. Abb. 4). Es wurde deshalb auf eine entsprechende Darstellung für D verzichtet.

Die Beobachtung der Markierungsfrequenzen der einzelnen Tiere, allein oder zusammen mit einem Artgenossen im gleichen Gehege, ließ die Vermutung aufkommen, die Häufigkeit des Markierungsverhaltens werde von der Anwesenheit einer zweiten Streifenhyäne im gleichen Gehege in dem Sinne beeinflußt, daß ein Tier allein seltener markierte als wenn es das Gehege mit einem Artgenossen teilte.

*Tabelle 2*

Vergleich der Markierungsfrequenz eines Tieres, allein oder mit einem Artgenossen im gleichen Gehege

| Markierendes Individuum | | Tagesstunden | $\bar{x}$ (mar/h) | n | P (t-Test) |
|---|---|---|---|---|---|
| A | allein<br>zusammen mit B | 1330—1530 h | 1.17<br>3.38 | 12<br>13 | 0.10 > P > 0.05 |
| M | allein<br>zusammen mit B | 1330—1530 h | 0.8<br>1.0 | 5<br>22 | 0.10 > P > 0.05 |
| C | allein<br>zusammen mit D | 0930—1130 h | 3.48<br>0.38 | 21<br>8 | 0.05 > P > 0.025 |
| B | zusammen mit A<br>zusammen mit M | 1330—1530 h | 1.75<br>1.13 | 12<br>24 | 0.25 > P > 0.10 |

Die Vermutung wurde an den Tieren A, B, C, und M geprüft. Da die Markierungsfrequenzen abhängig waren von der Tageszeit (Abb. 4), wurden für jede getestete Kombination die Mittelwerte von den zwei Tagesstunden verglichen, für die am meisten Beobachtungen vorlagen (Tab. 2). Die einzige statistische Sicherung auf dem 5-%-Niveau konnte für Tier C berechnet werden. C markierte allein häufiger als zusammen mit D. Für die beiden erwachsenen Weibchen A und M konnte nicht statistisch gesichert nachgewiesen werden, daß sie allein seltener markierten, als wenn sie zusammen mit Männchen B im gleichen Gehege waren. Möglicherweise ließe sich diese Vermutung bei einem größeren Stichprobenumfang bestätigen.

Während sowohl A als auch M dazu tendierten, häufiger zu markieren, wenn sie mit einem Artgenossen das Gehege teilten, markierte Jungtier C allein sehr viel häufiger als zusammen mit D im gleichen Gehege. Im Verlauf der Beobachtungszeit konnte nicht festgestellt werden, ob diese Eigenschaft typisch war für subadulte Streifenhyänen oder ein idividuelles Merkmal für Tier C darstellte. Es könnte auch sein, daß die Anwesenheit eines ranghöheren Artgenossen das Markierungsverhalten einer rangtieferen Streifenhyäne hemmt.

Ein Unterschied in den Markierungsfrequenzen von B, zusammen mit A, und B, zusammen mit M, ließ sich nicht nachweisen.

Weiter ergab sich eine Beziehung zwischen der Markierungsfrequenz und dem Wetter. An kühlen Tagen war das Markieren deutlich häufiger als an warmen Tagen (Rieger and Weihe 1975).

Markierungsdauer: Die Dauer eines einzelnen Markierungsaktes war unterschiedlich je nach Markierungsstelle. In Tab. 3 sind die durchschnittlichen Markierungsdauern an den verschiedenen Markierungsstellen eingetragen. Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß die Markierungsdauer an einer Markierungsstelle außerdem individuell verschieden war. Dies wird besonders deutlich am Beispiel der Markierungsstelle D1-links. Jede Streifenhyäne hatte an dieser Markierungsstelle eine bevorzugte Markierungsdauer, die sich von den Markierungsdauern der Artgenossen an der gleichen Stelle unterschied. Allgemein wurde an selten benützten Stellen durchschnittlich länger markiert als an häufig besuchten. Folgte auf ein erstes Markieren in einem Abstand

*Tabelle 3*

**Durchschnittliche Markierungsdauer an den einzelnen Markierungsstellen**

| Markierungs-stelle | Individuen | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | A sek. | (n) | B sek. | (n) | C sek. | (n) | D sek. | (n) | M sek. | sek. |
| A1-links | 10.5 | (4) | | | | | | | | |
| B3-links | 4.9 | (23) | 13.8 | (4) | | | | | | |
| B4-links | 4.6 | (44) | 21.3 | (3) | | | | | 4.5 | (2) |
| C1-links | 4.0 | (21) | 4.1 | (42) | | | | | 4.4 | (11) |
| C2-links | | | 15.8 | (2) | | | | | | |
| C4-links | 7 | (1) | 6.5 | (6) | | | | | | |
| D1-links | 3.2 | (7) | 11.2 | (8) | 11.3 | (31) | 4,8 | (3) | 8.1 | (7) |
| KS-links | | | 6.5 | (2) | | | | | | |
| A3-rechts | | | 8.2 | (4) | 27 | (1) | | | 8.9 | (4) |
| B3-rechts | | | 5.5 | (1) | 8.5 | (2) | 8.6 | (5) | 10.5 | (2) |
| B4-rechts | | | | | | | | | 6.5 | (1) |
| D1-rechts | | | | | | | | | 5.9 | (14) |
| GL-rechts | | | | | | | | | 9.5 | (2) |
| GR-rechts | | | 5.4 | (32) | 9.0 | (7) | | | 6.1 | (5) |
| ML-rechts | | | 3.9 | (11) | 8.7 | (5) | | | 5.4 | (9) |
| SL-rechts | | | 5.5 | (3) | | | | | 6 | (1) |
| SR-rechts | | | 5.1 | (8) | 6 | (1) | | | 13.6 | (5) |
| WL-rechts | | | 3.5 | (1) | | | | | 3.2 | (6) |
| WR-rechts | | | 3.2 | (18) | | | | | 5.1 | (4) |

von einer oder zwei Minuten ein zweites Markieren (vergl. Abb. 5), so dauerte dieses im allgemeinen weniger lang als das erste.

Bei den Streifenhyänen deutete sich eine positive Korrelation zwischen Markieren und Markierungsschnuppern an: In 31 Fällen von Markieren von B ging Markierungsschnuppern 9mal (29 %) unmittelbar voraus, 6mal (11 %) folgte Markierungsschnuppern direkt auf den Markierungsakt. Die entsprechenden Werte für M (n = 18) waren 50 % und 11 %. Eine weitere, jedoch sehr schwache Beziehung zeichnete sich ab zwischen Weichen, einem Verhaltenselement der Flucht, und Markieren. Zweimal (6 %) wich B, bevor er markierte (n = 31), ebenfalls zweimal wich er, nachdem er markiert hatte. Weibchen M wich nur einmal (6 %) nach 18 beobachteten Markierungsakten. In diesen Zusammenhang gehören die sechs Beobachtungen, bei welchen Streifenhyänen markierten, nachdem Zuschauer an ihr Gehege herangekommen waren und die Tiere durch ungewohnte Bewegungen oder Geräusche erschreckten. In der gleichen Situation markierten auch der Strandwolf, *Hyaena brunnea*, (Young 1967) und der Binturong, *Arcticitis binturong*, (Kleiman 1974). Es handelt sich hier um eine weitverbreitete Erscheinung, „denn viele Tiere setzen in Zuständen der Aufregung besonders häufig und intensiv ihre Duftmarken ab" (Hediger 1944:173).

Allomarkieren, das Absetzen einer Geruchsmarke auf den Körper eines Artgenossen, wie es beispielsweise bei der Zwergmanguste, *Helogale undulata rufula*, auftrat (Rasa 1973), war bei den Streifenhyänen nicht die Regel. Einzig am 8. April 1975 markierte Weibchen A dreimal innerhalb von drei Viertelstunden über dem Hüftgelenk des liegenden Männchens. Es überstieg B auf die gleiche Weise, wie es eine Markierungsstelle überstieg. Dabei hatte es seinen Kopf von B abgewandt. Beim drittenmal setzte es ein Hinterbein auf den Rücken von B und beschnupperte die eigene Marke unmittelbar nachdem es seine Analtasche auf dem Fell von B abgetupft hatte. Die Markierungsdauern waren mit ein bis zwei Sekunden außerordentlich kurz. B reagierte nur beim erstenmal mit Zusammenzucken, wohl weil er geschlafen hatte und A nicht herankommen sah. Die gleiche Indifferenz gegenüber Markiertwerden beobachtete Schneider (1932) an einer männlichen Streifenhyäne, der ein weiblicher Artgenosse eine Marke auf die Nase setzte.

Allomarkieren sei hier lediglich der Vollständigkeit wegen erwähnt. Eine Deutung dieses Verhaltens läßt sich aufgrund der einmaligen Beobachtung nicht machen. Ich möchte jedoch darauf hinweisen, daß das Streifenhyänenweibchen A sein Männchen, 26 Tage bevor es von ihm begattet wurde, allomarkierte. Bei den Zwergmangusten allomarkierte dagegen das Männchen sein Weibchen ausschließlich in der Zeit, in der es im Oestrus war (Rasa 1973).

## Markierungsschnuppern

Markierungsschnuppern im linken Gehege war mit relativen Häufigkeiten von 1,7 % (B, zusammen mit M), 1,9 % (B, zusammen mit A), 2,4 % (M, zusammen mit B) und 10,4 % (A, zusammen mit B) unter den fünfzehn häufigsten Verhaltenselementen. Die Frequenzen von Markierungsschnuppern verliefen parallel zur allgemeinen Aktivität der Tiere, wenn diese mit der relativen Häufigkeit des Verhaltenselementes Laufen bestimmt wurde. Sowohl die relative Häufigkeit von Markierungsschnuppern als auch diejenige von Laufen zeigten Maximalwerte morgens und abends und ein Minimum über Mittag (Tab. 4).

Das zu besprechende Verhalten wurde, wie aus Tab. 5 hervorgeht, nicht gleichmäßig auf die verschiedenen Markierungsstellen verteilt.

Ein erster Vergleich der Tab. 1 mit der Tab. 5 könnte Anlaß zur Vermutung sein, ein Tier würde an denjenigen Stellen, an denen es auch häufig markiert, ebenfalls häufiger markierungsschnuppern und selten beduftete Stellen ebenfalls seltener olfaktorisch kontrollieren. Diese Vermutung konnte jedoch für keines der adulten Tiere statistisch gesichert werden. Es wurde nun geprüft, ob die Häufigkeit des Markierungsschnupperns eines Tieres auf die Mar-

*Tabelle 4*

**Frequenzen der Verhaltenselemente Markierungsschnuppern (marsn) und Laufen (la) der Tiere B und M in Abhängigkeit von der Tageszeit**

| Individuum | Tageszeit | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1000 | 1100 | 1200 | 1300 | 1400 | 1500 | 1600 | Ø |
| B marsn | 0.3 | 2.3 | 1.0 | — | 1.3 | 4.7 | 2.3 | 1.7 |
| B la | 47.7 | 53.7 | 40.3 | 10.7 | 25.0 | 70.3 | 70.3 | 45.4 |
| M marsn | 3.7 | 3.3 | 1.3 | 0.7 | 1.7 | 3.3 | 2.7 | 2.4 |
| M la | 83.7 | 59.3 | 38.0 | 9.3 | 26.7 | 43.7 | 77.3 | 48.3 |

*Tabelle 5*

**Prozentuale Verteilung des Markierungsschnupperns auf die einzelnen Markierungsstellen**

| Markierungsstelle | Individuen | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | A | B | C | D | M |
| | *Linkes Gehege* | | | | |
| Anzahl Beobachtungen | 340 | 69 | 52 | 45 | 24 |
| A1 | 4 | 12 | 6 | 7 | |
| B3 | 22 | 10 | 27 | 16 | 4 |
| B4 | 33 | 19 | 21 | 20 | 25 |
| C1 | 16 | 23 | 15 | 27 | 17 |
| C2 | 2 | 1 | 2 | 7 | |
| C4 | 11 | 7 | 2 | 2 | 4 |
| D1 | 12 | 16 | 27 | 22 | 33 |
| KS | | 12 | | | 17 |
| | *Rechtes Gehege* | | | | |
| Anzahl Beobachtungen | | 35 | 57 | 13 | 39 |
| A3 | | 17 | 14 | | 3 |
| B3 | | 3 | 7 | 23 | 10 |
| B4 | | | | | |
| D1 | | 14 | 4 | | 35 |
| GL | | 3 | | | |
| GR | | 17 | 30 | 23 | 10 |
| ML | | 11 | 12 | | 13 |
| S1 | | 9 | 7 | 15 | 13 |
| SR | | 14 | 11 | 38 | 3 |
| WL | | 6 | 12 | | 10 |
| WR | | 6 | 4 | | 5 |

kierungsstellen gleich verteilt war wie die Summen der Markierungen aller Tiere. Auch diese Hypothese mußte verworfen werden, obgleich die $\varkappa^2$ im zweiten Fall kleiner waren als im ersten Fall ($P < 0.005$).

Aus dem Vergleich der beiden Tabellen 1 und 5 darf folgende Vermutung ausgesprochen werden: die Markierungsstelle, die ein Tier am häufigsten beduftete, wurde vom gleichen Tier im allgemeinen mit dem Verhaltenselement Markierungsschnuppern auch am häufigsten kontrolliert (Beispielsweise A: B4-links, B: C1-links, GR-rechts, C: D1-links, GR-rechts, M: C1-links, D1-rechts). An häufig benützten Markierungsstellen eines ersten Tieres konnte ferner ein zweites Tier, das dieselbe Stelle selten oder nie beduftete, relativ häufig markierungsschnuppern. Männchen B markierungsschnupperte beispielsweise an A1-links, einer Markierungsstelle, die nur

Weibchen A benützte, und an D1-rechts, einer Stelle, die nur Weibchen M benützte. Oder Weibchen M beschnupperte B4-links, die Stelle, die Weibchen A am stärksten frequentierte, sehr viel häufiger als es selbst an dieser Stelle markierte.

Die Vermutung, daß nicht nur die eigenen Markierungsstellen kontrolliert wurden, sondern auch diejenigen von Artgenossen, wurde bestärkt durch die Beobachtung, daß Tiere häufiger markierungsschnupperten, wenn sie in ein Außengehege gelassen wurden, in dem unmittelbar vorher ein oder mehrere Artgenossen gewesen waren. Wenn A und B schon mindestens eine halbe Stunde im Gehege waren, lagen die Frequenzen, wie zu Beginn dieses Kapitels erwähnt, bei 10,4 % (A) und 1,9 % (B). Die entsprechenden Werte stiegen auf 20,1 % (A) und 9,6 % (B) in den ersten 15 Minuten, nachdem die Jungtiere C und D aus dem linken Gehege entfernt worden waren und A und B dieses Gehege betraten.

## Imprägnieren



Dieses Verhaltenselement wurde beinahe immer an bekannten Markierungsstellen ausgeführt. Dabei wurden nicht die eigenen Marken ausgewählt, um an ihnen zu imprägnieren, sondern die frischen Marken eines Artgenossen, was schon SCHNEIDER (1932) beobachtete. Das handaufgezogene Tier C imprägnierte sofort an Marken adulter Artgenossen, als es im Alter von dreizehn Wochen erstmals ins linke Außengehege gelassen wurde.

In seltenen Fällen imprägnierten die Streifenhyänen an Nahrung, insbesondere an Fischen, wie mir Wärter P. EISENRING mitteilte. Daneben imprägnierten und wälzten sich die Tiere jedesmal im soeben erbrochenen eigenen Mageninhalt oder dem eines Artgenossen.

*Abb. 6.* Imprägnieren: Männchen B reibt seine linke Schulter an der Markierungsstelle B3 des linken Geheges

## Diskussion

Für Markieren und Markierungsschnuppern der Streifenhyänen ließen sich keine Korrelationen mit agonistischen Verhaltenselementen nachweisen, im Gegensatz zu den Fleckenhyänen (KRUUK 1966, 1972). Diese können Clans von zehn bis hundert Individuen bilden und gemeinsam ein Territorium gegen clanfremde Artgenossen verteidigen. Ihre Markierungsstellen sind im Grenzbereich von Clanterritorien gehäuft. Von jedem Clan gehen von Zeit zu Zeit einige Tiere gemeinsam der Territoriumsgrenze entlang, markierungsschnuppern und markieren an den Markierungsstellen, die von beiden Anstößer-Clans benützt werden. Während dem Markierungsrundgang sind die Tiere der Patrouille stark erregt und zeigen häufig agonistisches Verhalten. Neben dem Markieren der Territoriumsgrenze mit Analdrüsensekret de-

fäkieren die Fleckenhyänen auf gemeinsam benützten Latrinen (Matthews 1939; Hediger 1951), die ebenfalls entlang der Territoriumsgrenzen liegen (Kruuk 1972).

Während eine Analdrüsensekretmarke von einer Fleckenhyäne als Kommunikationsmittel zwischen Artgenossen, insbesondere solchen eines fremden Clans, dient, hat die gleiche Marke einer Streifenhyäne vor allem Bedeutung für jenes Tier, das sie selber abgesetzt hat. Aufgrund der Beobachtungen im Zoo ist anzunehmen, daß das Markierungsverhalten der Streifenhyänen ein „reassurance behaviour" im Sinne von Ewer (1968:118) ist. Für diese Hypothese sprechen folgende Beobachtungen:

1. Die Tiere schnuppern häufiger an eigenen Marken als an Marken von Artgenossen (Tab. 1 und Tab. 5).
2. Allein gehaltene Tiere tendieren dazu, seltener zu markieren als paarweise gehaltene Tiere (Tab. 2).
3. Neu in ein Gehege eintretende Tiere markierungsschnupperten in der ersten Viertelstunde nach dem Betreten des Geheges häufiger als danach, wenn unmittelbar vorher andere Artgenossen in diesem Gehege gewesen waren. Die Tiere schnupperten dabei an den Vorzugsmarkierungsstellen der Artgenossen, die vor ihnen das Gehege belegt hatten, wie auch an den eigenen Vorzugsmarkierungsstellen. Sie kontrollierten damit den Zustand der eigenen Stellen, die sie auch bald nach dem ersten Betreten neu beduftеten, und lernten, indem sie an den andern Stellen schnupperten, wer vor ihnen das Gehege belegt hatte.

Dadurch daß jedes Tier seine Vorzugsmarkierungsstellen hatte und damit sein Analdrüsensekret möglichst wenig mit dem Sekret anderer Streifenhyänen vermischte, wurde dessen Wirkung erhöht. Das eigene, durch Markierungsstellen aufrechterhaltene Duftfeld blieb in einem relativ homogenen Zustand, indem an selten besuchten Markierungsstellen länger markiert wurde als an häufig frequentierten Markierungsstellen (vgl. dazu Tab. 1 mit Tab. 3).

## Danksagungen

Diese Arbeit umfaßt Resultate aus meiner Diplomarbeit (Rieger 1975), die von den Herren Prof. Dr. H. Hediger und Prof. Dr. H. Kummer begutachtet worden ist. Ich bin ihnen zu großem Dank verpflichtet. Ferner möchte ich meinen Dank dem Zoopersonal aussprechen, insbesondere Dir. Dr. P. Weilenmann, Dr. C. R. Schmidt, R. Keller und P. Eisenring. Frl. D. Walzthoeny nahm großen Anteil an der Arbeit, machte Filmaufnahmen von wichtigen Ereignissen und verhalf in gemeinsamen Diskussionen zur Klärung von Problemen.

## Zusammenfassung

Streifenhyänen markieren, indem sie eine Hauttasche zwischen Schwanzwurzel und Rectum ausstülpen und diese an fünf bis dreißig Zentimeter hohen Gegenständen abtupfen oder eine Portion Markierungssekret auf diese Stelle fallen lassen. Die Markierungsfrequenz ist individuell verschieden, abhängig von der Tageszeit und der Witterung. Die Anwesenheit eines Artgenossen im gleichen Gehege scheint die Markierungsfrequenz zu steigern. Die Markierungsdauer variiert je nach Individuum und Markierungsstelle. Markierungsschnuppern wird an Markierungsstellen ausgeführt, die sowohl vom markierungsschnuppernden Tier wie auch von einem Artgenossen oft beduftet werden. Imprägnieren, ein Verhalten, mit dem Markierungssekret an Halsseite oder Schulter übertragen wird, führt eine Streifenhyäne nur an frischen Marken eines Artgenossen durch. Das Markierungsverhalten der Streifenhyänen wird als "reassurance behaviour" (Ewer 1968:118) interpretiert.

## Summary

*Scent-marking behaviour in striped hyaena*

Striped hyaenas scent mark with their extruded anal pouch located between the basis of their tail and their rectum. Objects, that are 5 to 30 cm higher than the ground are used as scent-marking posts. The scent-marking secretion gets on these posts either by pushing down the extruded anal pouch onto the posts or they let a drop fall onto a post. The frequency

of scent-marking first varies from individual to individual and depends on the time of day. It is connected with the actual weather situation. A second striped hyaena in the same enclosure seems to have a positive influence on the freqency of scent-marking. The duration of scent-marking depends first on the acting individual and second on the scent-marking post the hyaena uses. Sniffing on a scent-mark is done on posts frequented by the actor itself as well as on posts often used by other hyaenas. "Imprägnieren" (= anointing) is a behaviour pattern in which a striped hyaena rubbs it's neck or shoulder on a scent-marking post newly scented by another hyaena. Thus it anoints its body with scent of another hyaena. Scent-marking behaviour is interpreted as reassurance behaviour (Ewer 1968).

## Literatur

Ewer, R. F. (1968): Ethology of Mammals. London: Logos Press Ltd.

Grasse, P. (1955): Traité de Zoologie. Tome 17.

Hediger, H. (1944): Die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wildtieren. Schweiz. Z. Psychol. **3**, 170—182.

— (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdr. Dierk. **28**, 172—184.

— (1951): Observation sur la Psychologie Animale dans les Parcs Nationaux du Congo Belge. Inst. des Parcs Nationaux du Congo Belge, Bruxelles.

Holzapfel, M. (1939): Markierungsverhalten bei der Hyäne. Z. Morph. Oekol. Tiere **31**, 10—13.

Kleiman, D. G. (1974): Scent Marking in the Binturong, *Arctictis binturong*. J. Mammal. **55**, 224—227.

Kruuk, H. (1966): Clan-System and Feeding Habits of Spotted Hyaenas *(Crocuta crocuta* Erxleben). Nature, Lond., **209**, 1257—1258.

— (1972): The Spotted Hyena. Chicago — London: Univ. Chicago Press.

— (1976): Feeding and Social Behaviour of the Striped Hyaena *(Hyaena vulgaris* Desmarest). E. Afr. Wildl. J. **14**, 91—111.

Matthews, L. H. (1939): The Subspecies and Variations of the Spotted Hyaena, *Crocuta crocuta* Erxl. Proc. zool. Soc. **109B**, 237—260.

Nyby, J.; Thiessen, D. D.; Wallace, P. (1970): Social inhibition of territorial marking in the Mongolian Gerbil *(Meriones unguiculatus)*. Psychon. Sci. **21**, 310—312.

Ortmann, R. (1960): Die Analregion der Säugetiere. Handb. Zool. **8**, 1—68.

Pocock, R. I. (1916): On some of the External Characters of the Striped Hyaena *(Hyaena hyaena)* and Related Genera and Species. Ann. Mag. Nat. Hist. **17**, 330—343.

Rall, K. (1971): Mammalian Scent Marking. Science **171**, 443—449.

Rasa, O. A. E. (1973): Marking Behaviour and its Social Significance in the African Dwarf Mongoose, *Helogale undulata rufula*. Z. Tierpsychol. **39**, 293—318.

Rieger, I. (1975): Markierungs- und Sozialverhalten von Streifenhyänen, *Hyaena hyaena*, im Zoologischen Garten Zürich. Diplomarbeit, Univ. Zürich.

Rieger, I.; Weihe, W. H. (1975): Weather Dependent Behaviour of Captive Striped Hyaenas *(Hyaena hyaena)*. Int. J. Biometeor. **19**, 122—126.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsen der Säugetiere. Berlin — Wien: Urban & Schwarzenberg.

Schenkel, R. (1966): Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern. — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. **23**, 592—626.

Schneider, K. M. (1932): Das Flehmen (III. Teil). Zool. Garten **5**, 200—226.

Stubbe, M. (1970): Zur Evolution der analen Markierungsorgane bei Musteliden. Biol. Zbl. **89**, 213—223.

— (1972): Die analen Markierungsorgane der *Mustela*-Arten. Zool. Garten **42**, 176—188.

Young, E. (1967): Behaviour patterns of the excited hyaena. Int. Zoo Yb. **7**, 210.

*Anschrift des Verfassers:* Ingo Rieger, Tierpsychologische Abteilung der Universität Zürich am Zoologischen Garten, Zürichbergstraße 221, CH - 8044 Zürich

# BUCHBESPRECHUNGEN

**An International Conference on Marine Parks and Reserves.** Morges: IUCN Publ., new series 37, 1976. 132 S., US$ 6.00.

Die Tagungsbeiträge sind grundlegende, richtungsweisende Betrachtungen über die Schaffung mariner Naturschutzparks und lassen erkennen, daß verglichen mit der Gründung normaler Nationalparks hier weitere, oft komplexe Schwierigkeiten auftauchen. Wie auf dem Festland ist zwar sehr häufig auch hier die bisherige wirtschaftliche Nutzung der Gebiete hinderlich, aber insbesondere ist auch, bedingt durch die Flußsysteme, die Umweltverschmutzung des Hinterlandes von nicht zu übersehendem Einfluß. So dürften heute 25 % des Weltverbrauches an DDT im Meer nachzuweisen sein. — Außerdem muß auch die Ufer- und Gezeitenzone als wichtige Brutstätte vieler Seetiere in solchen Parks integriert sein. — Insgesamt zeigen die Referate nicht nur die Notwendigkeit solcher Naturschutzprojekte und die damit verknüpften Probleme auf, sondern es werden auch die spätere Bedeutung und Nutzung dieser Parks diskutiert. J. LANGE, Stuttgart

PORTMANN, A.: **Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.** 5., rev. Aufl., Basel–Stuttgart: Schwabe & Co. 1976. 344 S., 271 Abb., Ln. sfr/DM 58,–.

Die neue Auflage des bewährten Buches ist gegenüber der vorhergehenden praktisch unverändert. Zunächst werden die Grundlagen des Formvergleichs sowie der Systematik und Entwicklungsgeschichte besprochen. Der Hauptteil des Buches gibt eine Übersicht über die Funktionssysteme des Wirbeltierkörpers. In kurzen Bemerkungen über das Erscheinungsbild der Vertebraten im Zusammenhang mit ihrer phylogenetischen und ontogenetischen Differenzierung sowie in bezug auf die Umwelt gibt der Autor einen Eindruck von den Aufgaben und ungelösten Problemen der vergleichend-morphologischen Forschung. Außerordentlich einprägsame und zum morphologischen Vergleich anregende Abbildungen stellen einen wesentlichen Teil dieses Buches dar, das es verdient, mehrmals im Verlaufe der Ausbildung eines Zoologen gelesen zu werden. P. LANGER, Gießen

DOTY, R. L. (ed.): **Mammalian Olfaction, Reproducticve Processes and Behavior.** New York, San Francisco, London: Academic Press 1976. 344 pp., figs and tables, US $ 23.50.

Seit den 60er Jahren etwa blüht die Erforschung von Wechselwirkungen zwischen olfaktorischer Perzeption und endokriner Funktion bei Säugetieren. Insbesondere stehen Fragestellungen über die Bedeutung von Pheromonen und deren Wahrnehmung sowie zentralnervöser Verarbeitung für das Sozialverhalten und die Reproduktion im Mittelpunkt wissenschaftlicher Interessen. Solche Beziehungen wurden zunächst an Ratten und Mäusen untersucht, dann aber auch an anderen Rodentia und an Artiodactyla, Carnivora und Primates. Das vorliegende Buch stellt eine augenblickliche Synthese über wissenschaftliche Konzepte, Methoden und Fortschritte dieses komplexen Forschungsgebietes in 15 Beiträgen vor. Diese behandeln u. a. neue Perspektiven eines doppelten olfaktorischen Systems (olfaktorisch, vomeronasal) im Gehirn (SCALIA, WINANS); olfaktorische Einflüsse auf neuroendokrine Funktionen (MAC RIDES); Ontogenese olfaktorischer Sensitivität und Verhalten (ALBERTS); Geruch und Sexualverhalten bei Microtini (RICHMOND, STEHN), bei Ungulaten (GRAU), bei domestizierten Säugetieren (SIGNORET), bei nichtmenschlichen Primaten (EPPLE) und bei Caniden (ANISKO). Das Buch ist eine gute Informationsquelle für alle Säugetierkundler, ganz besonders aber für Verhaltens- und Hirnforscher. D. KRUSKA, Hannover

KOWALSKI, K.: **Mammals.** An Outline of Theriology (Übers. aus dem Polnischen, poln. Aufl. 1971). Warschau: PWN Polish Scientific Publishers 1976. 617 pp., 309 figs.

Der Grundriß behandelt Anatomie, Ökologie, Verbreitung, wirtschaftliche Bedeutung und Systematik der Säugetiere, wobei die Systematik etwa die Hälfte, die Anatomie ein Drittel des Buches einnehmen. In den die einzelnen Ordnungen behandelnden Kapiteln wiederholt

sich die Gliederung. Als Paläontologe berücksichtigt der Autor zwar fossile Formen stärker als gewohnt, bietet aber im ganzen eine wohltuend ausgewogene Übersicht. Es ist auch kein Nachteil, wenn eher Altbewährtes als nicht ganz gesichertes Neues aufgenommen wurde und die meisten Abbildungen schon bekannt, aber gut ausgewählt sind. Die Darstellung ist flüssig, übersichtlich und konzentriert. Eine Reihe kleiner Fehler dürfte durch die Übersetzung entstanden sein, wie fehlerhafte Beschriftungen der Abb. 151 und 211, Schreibfehler wie „Monotyphla" (S. 323). Sachlich Unrichtiges (z. B. das angebliche Vorkommen von *Elephantulus rozeti* in Ostafrika) ist selten.

Zur ersten Information über anatomische Besonderheiten, den Formenschatz der Säugetiere und die phylogenetischen Beziehungen untereinander kann dieser Grundriß guten Gewissens empfohlen werden, zumal er sich inhaltlich von anderen modernen Einführungen in die Säugetierkunde ähnlichen Umfanges deutlich abhebt. J. Niethammer, Bonn

Pelton, M. R.; Lentfer, J. W.; Folk, Jr. G. E. (eds.): **Bears — Their Biology and Management.** Morges: IUCN Publ., new series 40, 1976. 467 pp., US$ 12.00.

Gleichzeitig mit der Jahreshauptversammlung der American Society of Mammalogists in Binghampton, New York, fand im Juni 1974 der 1. Internationale Theriologen-Kongreß in Moskau statt. Ausgewählte Vorträge von diesen beiden Treffen und wenige zusätzliche Studien zu Biologie und Management von Bären sind in der vorliegenden Publikation zusammengestellt (33 aus Nordamerika, 12 aus Eurasien). Nach den Kongressen 1968 (veröffentlicht vom Canadian Wildlife Service) und 1970 (IUCN-Publ., new series 23, 1972) liegt nunmehr ein 3. Symposienband zur gleichen Thematik vor. In den Referaten werden ausschließlich die 3 *Ursus*-Arten *U. arctos, U. americanus* und *U. maritimus* behandelt. Die Vorträge sind folgenden Kapiteln zugeordnet: Verhalten von Bären (8), Bären in Nationalparks (7), Management und Techniken (10), Ökologie und Verbreitung (10, davon 1 über rezente Vorkommen von Braunbären in der Sowjetunion) und Biologie (10). Die Publikation kann als eine informative Quelle für Säugetierkundler bewertet werden.

D. Kruska, Hannover

Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E.: **Lehrbuch der Anatomie der Haustiere.** Bd. III: Kreislaufsystem, Haut und Hautorgane. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1976. 638 S., 439 Abb., davon 172 mehrfarb., Ln. DM 176,–.

Mit dem Erscheinen des 3. Bandes findet das vor über 20 Jahren begonnene Vorhaben der Autoren, ein modernes, detailliertes fünfbändiges Lehrbuch der Anatomie der Haustiere zu schaffen, seinen Abschluß. In diesem zuletzt erstellten Band sind die Haupttitel von namhaften deutschen Fachvertretern bearbeitet. Die Darlegungen über Blutgefäßsysteme (275 S.) teilen sich Schummer (Blut, Bau und Funktion der Blutgefäße, Herz) und Wilkens (Arterien, Venen), das lymphatische System (174 S.) wird von Vollmerhaus beschrieben, und Haut, Hautorgane und besondere Bildungen der Haut (131 S.) von Habermehl. In diesen drei grossen Abschnitten folgen die Autoren dem Grundkonzept des Gesamtwerkes, indem zunächst allgemeinere Aussagen gemacht werden und anschließend spezieller auf Fleischfresser (Hund, Katze), Schwein, Wiederkäuer (Rind, Ziege, Schaf) und Pferd eingegangen wird. Die textlichen Ausführungen sind durch z. T. mehrfarbige Abbildungen eindrucksvoll verdeutlicht. Viele neue, in den Instituten der Autoren entstandene, einprägsame Abbildungen und topographische Skizzen erleichtern das Verständnis vergleichender Betrachtungsweise. Mit Sicherheit wird dieser letzte Band bei Studenten der Veterinärmedizin und bei praktizierenden Tierärzten weite Verbreitung finden; er ist aber ebenso für vergleichend-anatomisch interessierte Säugetierkundler und Humananatomen von großem Nutzen. D. Kruska, Hannover

Remane, A.: **Sozialleben der Tiere.** 3. Aufl. Stuttgart: G. Fischer 1976. 197 S., 22 Abb., DM 12,–.

Das bewährte Taschenbuch von Remane über „Das Sozialleben der Tiere" liegt nunmehr in dritter, neubearbeiteter und vermehrter Auflage vor. Gliederung und Stoffauswahl sind erhalten geblieben. Ergänzungen betreffen vor allem neue Erkenntnisse über Insektenstaaten und das Verhalten der Primaten. Da in zunehmendem Maße, zum Teil in sehr polemischer

Weise, Fragen des Sozialverhaltens des Menschen und die Möglichkeiten, aus Befunden am Tier Rückschlüsse auf den Menschen zu ziehen, diskutiert werden, wurde diesen Grenzbereichen in der neuen Auflage stärker Raum gegeben und ein ausgewogenes Kapitel über Aggression eingefügt. Es ist zu hoffen, daß dieses solide und zuverlässige Buch möglichst viele Leser auch unter Nicht-Biologen findet und zu einer Versachlichung der Auseinandersetzungen beiträgt.
D. Starck, Frankfurt/M.

Guggisberg, C. A. W.: **Wild Cats of the World.** Newton Abbot, London: David & Charles 1975. 328 pp., 26 figs., £ 5.50.

Nach einleitenden Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Carnivoren und der Feliden widmet der Autor den dieser Familie angehörenden Arten eine jeweils in sich abgeschlossene, im einzelnen unterschiedlich ausführliche Darstellung. Diese umfaßt regelmäßig Angaben u. a. zur morphologischen Kennzeichnung (incl. von Maßen), zur Verbreitung und zur Lebensweise der behandelten Form. Einem abschließenden Kapitel „Wild Cats and Man" folgt eine ausführliche, mehrseitige Bibliographie.

Dieses neueste Buch von Guggisberg ist eine sehr sorgfältig verfaßte Zusammenstellung wichtiger Kenntnisse lebender Felidenarten; ihr wurden vielfach eigene Beobachtungen des Autors beigesteuert. Informationsfülle sowie die stilistisch herausragende Darstellungsweise werden dem Buch eine weite Verbreitung bei Fachleuten und einem interessierten Publikum sichern.
H. Schliemann, Hamburg

Lethmate, J.: **Problemlöseverhalten von Orang-Utans (Pongo pygmaeus).** „Fortschritte d. Verhaltensforschung – Advances in Ethology", H. 19 (Beiheft Z. Tierpsychol.). Berlin und Hamburg: Paul Parey 1977. 70 S., 36 Abb., 6 Tab., kart. DM 48,–.

Im Schrifttum gilt unter den Pongiden auf Grund lernpsychologischer und verhaltensbiologischer Untersuchungen der Schimpanse als ranghoch. Er soll dem Orang weit überlegen sein. Mehrere Baobachtungen aus letzter Zeit (Rumbaugh, Jantschke) lassen erhebliche Zweifel an dieser Lehrmeinung aufkommen. In vorliegender Abhandlung beschreibt der Verfasser Untersuchungen an drei Orangs (1 adultes ♀, 2 juv. ♂) des Zoos Osnabrück. Durchgeführt wurden Problemlösungsaufgaben nach dem Muster der Untersuchungen von Yerkes, Köhler, Rensch, Dücker u. a. (Werkzeugbenutzung, Versuche über Zwischenziele, Werkzeugherstellung und Umweg-Versuche). Das 9½jährige Weibchen zeigte spontane, individuelle Lösungsfindungen, während die Jungtiere für jede Aufgabe Lernphasen durchmachten. Die individuelle Vorgeschichte der Tiere muß in die Interpretation der Ergebnisse eingehen. Die Resultate legen die Vermutung nahe, daß motorisch-kinästhetische Erfahrungen wichtiger als optische Faktoren waren. Vielseitigkeit und Plastik des beobachteten Problemlösungs-Verhaltens bestätigen die Vermutung, daß der Orang in der Lernfähigkeit dem Schimpansen nicht nachsteht. Unterschiede werden durch verschiedenes Temperament und differenten Anpassungstyp vorgetäuscht.
D. Starck, Frankfurt/M.

**Ecological Guidelines for the use of Natural Resources in the Middle East and South West Asia.** Morges: IUCN Publ., new series 34, 1976. 231 S., US$ 6.00.

Zusammenfassung der Referate und Ergebnisse eines internationalen, 1975 im Iran abgehaltenen Symposions. Fünf Themenkreise standen zur Diskussion: Die intensivere landwirtschaftliche Nutzung dieser ariden Gebiete und ihre Folgen für das Ökosystem, bzw. ihre gleichzeitigen Auswirkungen auf das soziologische Gefüge der Bevölkerung; ferner die Voraussetzungen für ein erfolgreiches Wildlife-Management sowie der Schutz bestimmter Ökosysteme und einzelner Tier- und Pflanzenarten. Vielfach stehen die wissenschaftlichen Untersuchungen und mögliche daraus resultierende Maßnahmen erst am Anfang. Hier könnte auf dem Naturschutzprogramm des Iran aufgebaut werden. — Abschließend werden allgemeine Richtlinien erstellt.
J. Lange, Stuttgart

---


*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteúer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Mammals

# ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE



42. BAND · HEFT 6

Dezember 1977





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

# Inhalt



*This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts and by Current Contents (Series Agriculture, Biology and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information*

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

---

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde“ veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“, deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

*Herausgeberschaft und Schriftleitung:* Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Herrn Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover. Korrekturfahnen bitten wir z. Hd. Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13, zurückzusenden. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Herr Prof. Dr. M. Röhrs, Hannover.

*Manuskripte:* Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse von wenigen Zeilen in deutscher und englischer Sprache sowie eine englische Übersetzung des Titels beizufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerokopie, Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe der von der Verwertungsgesellschaft Wissenschaft GmbH abgeschlossenen Gesamtverträge zu behandeln.

*Sonderdrucke:* Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.



*Erscheinungsweise und Bezugspreis:* Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 170,— DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 31,20 DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

---


Printed in Germany by C. Beckers Buchdruckerei GmbH & Co. KG., Uelzen

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 6, 321—384
ISSN 0044—3468 / ASTM-Coden: ZSAEA7 42 (6), 321—384 (1977)

# Zur funktionellen Anatomie der Papillarleisten und ihrer Muster bei *Tarsius bancanus borneanus* Horsfield, 1821

Von C. Niemitz

*Anatomisches Institut der Georg-August-Universität, Göttingen*

*Eingang des Ms. 21. 3. 1977*

## Vorbemerkung

Über die Hautleistungsstrukturen der Gattung *Tarsius* Storr, 1780 liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. Erste präzise Angaben zur makroskopischen Anatomie der Volarhaut von Palma und Planta machte Schlaginhaufen (1905) sowie Duckworth (1915). Hill (1955) bestätigte im wesentlichen die Ergebnisse der zuvor genannten Autoren und ergänzte sie durch eine genauere Beschreibung von Hand und Fuß insbesondere bei *Tarsius syrichta*. Midlo und Cummins (1943) und Biegert (1959) untersuchten je 8 Individuen und stellten Vergleiche zur Komplexität der Papillarleistenmuster mit anderen Primaten an. Alle diese Arbeiten liefern jedoch im Vergleich zu neueren Studien an höheren Primaten (z. B. Brehme 1968) unzureichende Beschreibungen, welche sich darüber hinaus nicht in befriedigender Weise ergänzen, sei es, weil der Untersucher beispielsweise die von ihm behandelte Spezies unerwähnt läßt, oder weil er dieses Thema innerhalb eines größeren thematischen Rahmens nur kursorisch abhandelt. Über den vergleichend-systematischen Ansatz hinaus nahm kein Autor die Deskription zum Anlaß für eine funktionelle Interpretation. Aufgabe dieser Studie soll es sein, einen Beitrag in dieser Richtung zu liefern. Von Duckworth (1915) erwähnte und von Hill (1955) beschriebene Oberflächenstrukturen des Integumentes am Schwanz von *Tarsius* wurden von Sprankel (1965) und von Kiesel (1968) einer näheren Untersuchung unterzogen und auch in ihrer Funktion gedeutet. Die dort vorliegende Betrachtungsweise bildet, zusammen mit den Untersuchungsmethoden, wie sie Brehme (z. B. 1967, 1968, 1975) anwendet und mit Arbeiten über Fortbewegungsweisen und Verhalten von *Tarsius bancanus* (Niemitz 1974, 1976, 1977a; Preuschoft et al. im Druck) den Ausgangspunkt für die nachstehende Befunderhebung. Besondere Aufmerksamkeit verdienen darüber hinaus biomechanische Aspekte, da zu prüfen ist, ob oder in welcher Weise die Hautstrukturen von *T. bancanus* ihre Beanspruchung durch kompressive und scherende Kräfte widerspiegeln.

## Material und Methoden

Es gelangten 28 Individuen von *Tarsius bancanus borneanus* zur Untersuchung. Alle Exemplare wurden 1972 und 1973 in der Nähe der Hauptstadt von Sarawak (Ost-Malaysia, Borneo, etwa 111° östlicher Länge, 1° nördlicher Breite) zumeist in sekundärem Dschungel gefangen. 23 von ihnen entstammen einer Population aus dem Gebiet von Semongok, etwa 20 km südlich der Stadt. 4 Tiere aus der Küstenregion von Matang (etwa 15 km westlich der Stadt) und eines aus dem suburbanen Küstengebiet wurden zum Vergleich herangezogen. Bezüglich weniger Teilaspekte lassen sich die Befunde mit jenen von Midlo und Cummins (1943) und Biegert (1959) zu insgesamt 44 Individuen der Gattung vereinigen.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 321—346

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

Die Papillarleistenmuster wurden im Kontaktabdruckverfahren auf Kunstdruckpapier dokumentiert und in Lupenansicht oder nach Fotos begutachtet. Zur funktionellen Ausdeutung wurden auch histologische Präparate untersucht. Hierbei handelte es sich um 15 μ und 30 μ dicke, Hämatoxylin-Eosin-gefärbte längs und quer geführte Schnitte durch den 3. Finger und die 1., 2. und 3. Zehe eines *T. bancanus* (Prof. Dr. H. Sprankel, Neurologisches Zentrum, Universität Gießen, Archivnummer: 1963/20). Die mikroskopische Inspektion erfolgte bei normaler Durchleuchtung und unter dem Polarisationsmikroskop. Das Material wurde vervollständigt durch im Habitat der Tiere aufgenommene Fotos, durch Verhaltensstudien und einen Film (Niemitz und Niemitz 1973).

Die Fangmethoden (vgl. Niemitz 1977a) müßten den Erfordernissen nach Zufall und Chancengleichheit für eine repräsentative Stichprobe etwa entsprochen haben. In der Interpretation der Ergebnisse wird der aber auch hier noch recht begrenzten Individuenzahl Rechnung getragen.

Der vorliegende Beitrag folgt bezüglich der Epidermisstrukturen der Nomenklatur von Simon (1951) in der zusammenfassenden Darstellung von Klauer (1976) und im Hinblick auf den Komplexitätsgrad der Muster (Pattern intensity = P. I.) der Einteilung von Midlo und Cummins (1943), siehe Biegert (1959). In den Abbildungen haben wir für die Klassifizierung der Musterintensitäten eine zweite, das System von Midlo und Cummins beibehaltende Skala eingeführt. Sie entsteht ausgehend von der Musterintensität, die wir hier als M & C abkürzen, nach folgender Formel:

$$(M \& C \cdot 5) + 1$$

Die hierdurch erlangten Werte haben, obwohl sie den anderen im Prinzip völlig gleich sind, zwei Vorteile, die sich besonders bei der elektronischen Datenverarbeitung positiv bemerkbar machen. Sie sind einfacher, beanspruchen statt drei Spalten (2 Ziffern, 1 Komma) nur eine, und sie vermeiden die bei der Benutzung mancher Programmbibliotheken hinderliche Null als untersten Wert. Um durch Einführung einer (nur scheinbar!) neuen Klassifizierung keine Verwirrung zu stiften, wurde trotz der genannten Vorzüge die Einteilung nach Midlo und Cummins dennoch erwähnt. Mit Rücksicht auf die Vergleichbarkeit der Befunde benutzen wir die Einteilung dieser Autoren auch dann, wenn die dort angegebenen Vorschriften uns nicht optimal erscheinen. In einem erheblichen Prozentsatz wird nämlich eine Begrenzung der Klassifizierung auf lediglich 6 Kategorien den existierenden, hochkomplizierten Verhältnissen nicht gerecht. Die zwangsläufig hierdurch herbeigeführte Simplifizierung der natürlichen Gegebenheiten kann keineswegs als erschöpfende Deskription verstanden werden. Hierzu ist neben den methodischen Begrenzungen auch die Anzahl der untersuchten Tiere zu klein; es wären hierfür wohl über 200 auswertbare Abdrücke nötig.

## Biomechanische Befunde

Am Positionsverhalten von *T. bancanus* fällt zunächst auf, daß diese Primaten oft an senkrechten Stämmchen junger Bäume anzutreffen sind. Hierbei ist die eigentümliche Verankerung der Tarsier am Substrat bemerkenswert, auf ihrem Taststützschwanz (Sprankel 1965) zu sitzen. Die Kräfte, welche hierbei auf die Volarhaut der Hände und Füße wirken, seien in verschiedenen Situationen des Positions- und des Fortbewegungsverhaltens demonstriert. Abb. 1 zeigt einen in Ruhe sitzenden Koboldmaki; es kann an diesem Bild nicht entschieden werden, ob er eine Sekunde später fortspringen wird, oder ob er sich lediglich umschaut und sitzen bleibt. Die zwischen dem Tier und dem Baumstamm interagierenden Kräfte beruhen im wesentlichen also lediglich auf der Gravitation sowie auf der Muskelkraft der Flexoren an Hand und Fuß. Wie die Verhaltensbeobachtung und auch Fotos von an solchen dünnen Stämmen während des Verzehrs von Beute sitzenden Koboldmakis lehren, sind die auf die Volarhaut der Hände ausgeübten Kräfte relativ unbedeutend, denn der Koboldmaki läßt hierbei mit einer Hand los, ohne auf dieser Seite im geringsten abzusinken. Die andere Hand lehnt in einer solchen Situation gegen den Stamm, sichtlich nur, um das im labilen Gleichgewicht verankerte Tier zu stabilisieren, einer Funktion, bei der geringe Kräfte völlig ausreichen. Bei genauer Betrachtung kann man leicht sehen, daß die Hand nur lose und sichtbar ohne Kraftaufwand die Rinde des Bäumchens berührt. Wenn sie nämlich in verschiedenen anderen Situationen

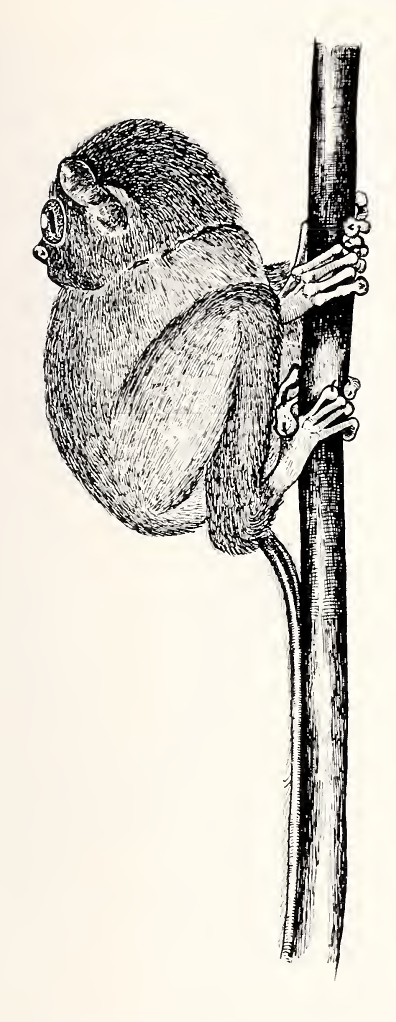


*Abb. 1 (links). Tarsius bancanus borneanus,* in Ruhe an einem dünnen Stamm sitzend. Er hält sich hierbei vornehmlich mit den Füßen fest und sitzt auf seinem Taststützschwanz. Die Hände bewirken lediglich zusätzliche Stabilität.

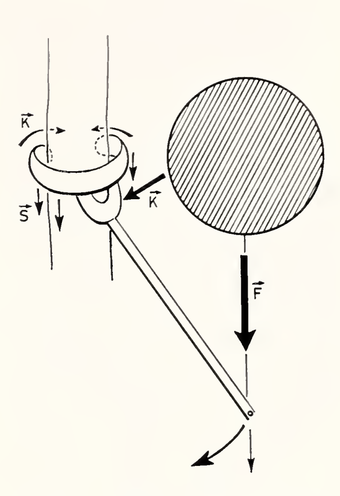



*Abb. 2.* Schema der beim Sitzen auf den Fuß von *Tarsius* wirkenden Kräfte. F = Gewicht, welches auf das obere Sprunggelenk wirkt; K = Kompressive Kräfte durch Zugriff (oben) oder durch Hebelwirkung (rechts); S = Scherende Kräfte durch Übertragung der Gravitation F. (Weitere Erklärung im Text)

den dünnen Baumstamm fester umfaßt, kann man die auftretenden seitlichen Scherkräfte an einer Verformung der Nagelballen an den Fingern erkennen und, bei besonders geringem Durchmesser des Stammes, auch an der seitlichen Verschiebung der dann anliegenden Druckpolster an der Innenseite der gebeugten Finger. Da *T. bancanus* an schrägem Substrat sitzend auch mit pronierter Hand zugreifen kann, können solche Beanspruchungen sowohl in radialer als auch in ulnarer Richtung auftreten.

Wesentlich größere Kräfte wirken jedoch auf die Volarhaut der Hinterextremität ein. Bei solch dünnen Stämmchen, wie es das Beispiel zeigt, umgreifen oft die Zehen 2 bis 5 gemeinsam das Substrat lateral, wären also mit Biegert (1959) als postaxial zu bezeichnen, während der Hallux medial die bei Prosimieren und vielen Simieren übliche Zangenkonstruktion des Hinterfußes komplettiert. Auf den breiten Großzehenballen und auf die hierbei oft in voller Länge anliegenden Plantarseiten der Strahlen 4 und 5 wirken 2 Kraftvektoren ein (Abb. 2), nämlich die Gravitationskraft und die etwa senkrecht dazu stehenden kompressiven Kräfte der Flexoren, die ein Abrutschen des Fußes verhindern. Die dem Substrat aufliegenden Flächen sind von medial nach lateral: der Großzehenballen, Interdigitalballen I, sowie (II + III),

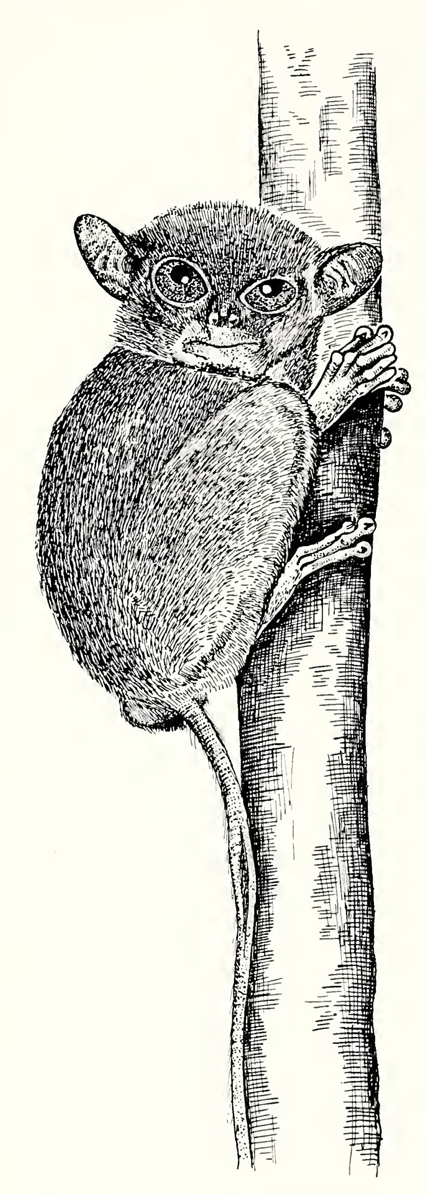


*Abb. 3.* Typische Abduktion bei gleichzeitiger Flexion im Zehengrundgelenk (Metatorso-Phalangeal-Gelenk)

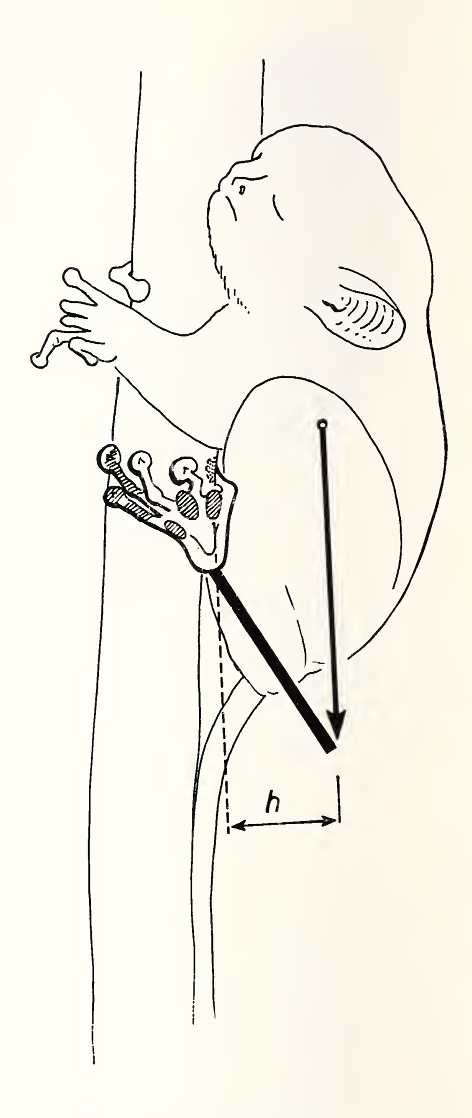



*Abb. 4.* Das Bild zeigt die den Untergrund berührenden Flächen eines Fußes (schraffiert) und demonstriert die Greifzangenkonstruktion. Ferner erkennt man den Abstand (h) vom Lot unter dem Schwerpunkt zur Greifzange

eventuell auch noch der mit dem Hypothenar unterschiedlich stark verschmolzene Interdigitalballen IV, die Beugeseiten des 4. und 5. Strahles und schließlich deren Zehenballen.

In diesem Zusammenhang ist die in Abb. 3 sichtbare und übrigens typische,

leichte Flexion und Abduktion in den Zehengrundgelenken zu beachten. Hier wird deutlich, daß die Interdigitalballen der Planta durch die Flexion der Zehen am Auffangen der Gravitationskräfte mitbeteiligt werden, also vorherrschend scherenden Kräften unterliegen. Außerdem wird klar, daß die simultane Flexion und Abduktion zwischen Mittelfuß und Zehen passiv geschieht, denn eine Abduktion der Strahlen 4 und 5 würde ein Lösen der Greifzange und somit ein Abrutschen des Fußes bedeuten. Der Hebelarm der Zange des Hinterfußes reicht bis unter den weit dorsal liegenden Schwerpunkt des Tieres (Abb. 4). Dieser einarmige Hebel ist es, welcher zu der Verbiegung im Metacarpo-Phalangeal-Gelenk führt und auf diese Weise kompressive neben den auftretenden scherenden Kräften auf die proximalen Flächen von Thenar- und Hypothenarballen der Planta ausübt (Abb. 2). Durch den kurzen Abstand dieser beiden Ballen von der Drehachse der Zange und dem großen Abstand des Schwerpunktes von derselben Achse, würden an dieser Stelle je nach Dicke des Substrates und in Abhängigkeit von der genaueren Körperhaltung Druckkräfte vom etwa 3- bis 8fachen des Körpergewichtes des Tarsiers auftreten, wenn der Schwanz als Stützorgan nicht einen beträchtlichen, bisher jedoch noch nicht quantifizierbaren Anteil des Gewichtes tragen würde. Wie die craniale Verschiebung des Sitzkissens an der Stützfläche des Schwanzes zeigt (siehe z. B. Foto bei SPRANKEL 1965), treten hier nicht nur dorso-ventrale, also kompressive Vektoren auf, sondern auch deutliche tangentiale Kräfte als Ausdruck der vertikalen Komponente. Wie weiter unten zu zeigen sein wird, stehen die Verteilungen der einzelnen Komponenten auf die an der Sitzfunktion beteiligten Hautflächen mit den betreffenden Papillarstrukturen in Zusammenhang.

Während sich die bisherige Funktionsbeschreibung auf das Sitzen an dünnen Stämmchen bezog, verhalten sich die Vektoren der auf die Haut wirkenden Kräfte beim Sitzen an dickeren Bäumen davon recht verschieden. Abb. 5 zeigt einen adulten männlichen *T. bancanus* und ein etwa 35 g schweres Jungtier, welche zusammen an einem relativ dicken Stamm sitzen. Es sei auf die überaus große Ähnlichkeit der Haltung der Extremitäten bei beiden Tieren hingewiesen. Man erkennt, daß die Hand bei dieser Art der Position verstärkt als Halteapparat eingesetzt wird. Die Resultierende aus den angreifenden Kraftvektoren verläuft hier ziemlich genau in der Achse des Unterarmes und seiner Verlängerung, den in etwa gleicher Richtung sich fortsetzenden Metacarpalia und den Fingern. Die palmaren Druckpolster der Finger nämlich und auch die Nagelballen an den Spitzen der Strahlen werden — im Gegensatz zu vergleichbaren Situationen an dünnem Substrat — nicht seitlich, also ulnar oder radial verschoben. Im Gegenteil bleiben die erwähnten Druckpolster unter den Fingern verborgen, und die Fingernägel befinden sich in der Mitte der Fingerbeeren. Hier wirken also Scherkräfte in distaler Richtung. Sowohl bei dünnerem als auch bei solchem dicken Untergrund jedoch ist es maßgeblich wiederum der proximalste Handballen, nämlich der Hypothenar, der zwar ebenfalls scherenden, aber relativ mehr kompressiven Kräften ausgesetzt ist.

In der gleichen Abbildung kann man erkennen, daß 4. und 5. Zehe gemeinsam in voller Länge dem Substrat anliegen. Wie in einer anderen Studie gezeigt wurde (NIEMITZ 1974), dienen in dieser Position die 2. und 3. Zehe einer nicht sehr erheblichen Stabilisierung des Fußes. Alle Anteile der Volarhaut der Planta unterliegen demnach ausgeprägten Scherkräften, die zumindest nicht sehr weit von der Achse des jeweiligen Strahles abweichen. Am ehesten könnten jedoch auch in dieser Situation kompressive Kräfte auf Thenar und Hypothenar einwirken (Abb. 3). Der Schwanz bildet in zwischen den beiden Situationen nicht unterscheidbarer Weise den Abschluß als zusätzliche Stütze des Körpers. Nun bleibt noch zu klären, ob und wie Palma, Planta und Taststützfläche des Schwanzes bei lokomotorischen Funktionen belastet werden.

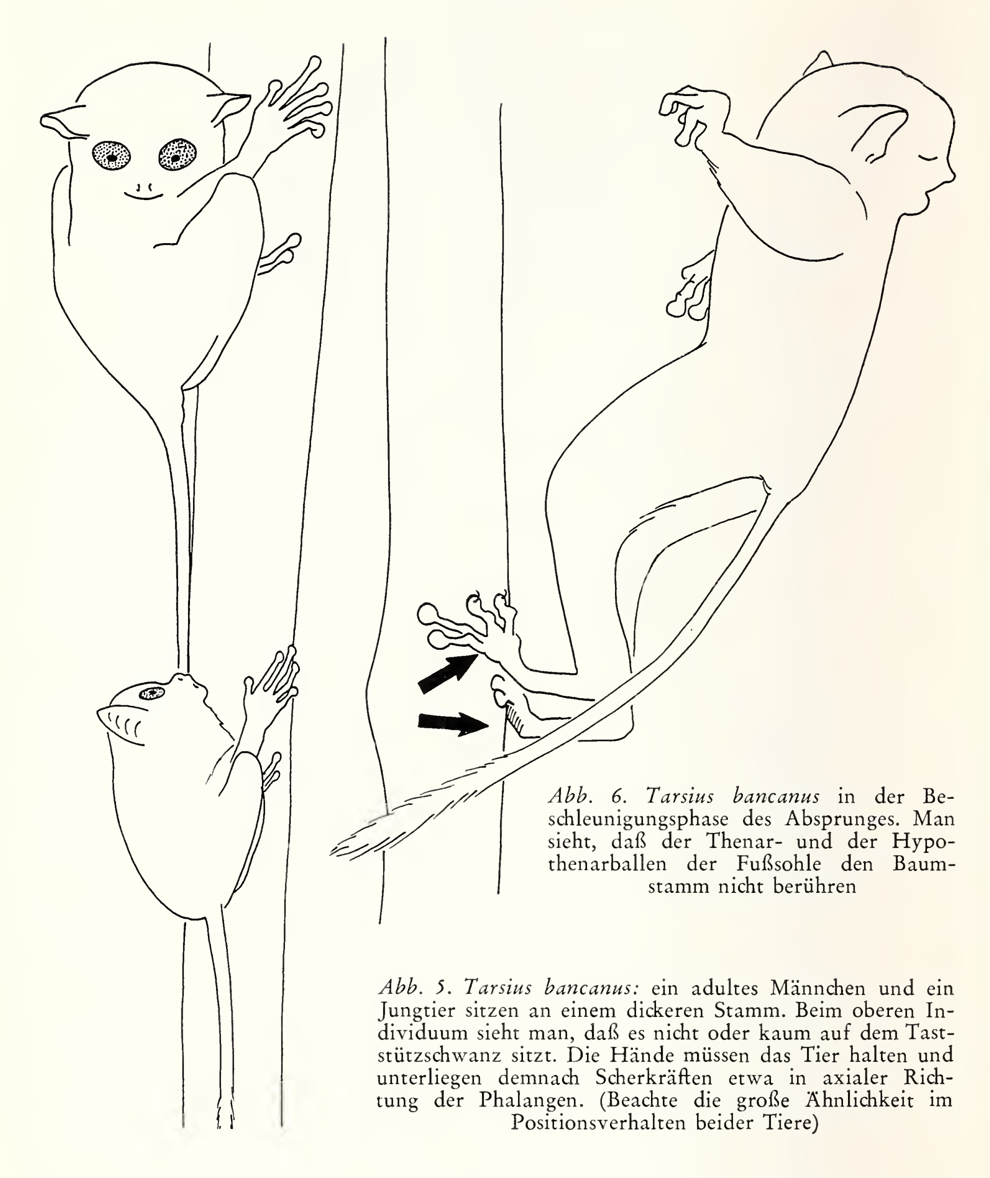


*Abb. 6. Tarsius bancanus* in der Beschleunigungsphase des Absprunges. Man sieht, daß der Thenar- und der Hypothenarballen der Fußsohle den Baumstamm nicht berühren

*Abb. 5. Tarsius bancanus:* ein adultes Männchen und ein Jungtier sitzen an einem dickeren Stamm. Beim oberen Individuum sieht man, daß es nicht oder kaum auf dem Taststützschwanz sitzt. Die Hände müssen das Tier halten und unterliegen demnach Scherkräften etwa in axialer Richtung der Phalangen. (Beachte die große Ähnlichkeit im Positionsverhalten beider Tiere)

In Abb. 6 ist klar ersichtlich, daß Thenar- und Hypothenarballen des Fußes während der Beschleunigungsphase des Absprunges den Untergrund nicht berühren, also auch keine Kräfte übertragen. Die abstoßende Kraft, welche als Scherkraft von etwa 45° Neigung zum Substrat gerichtet ist, wird übertragen durch jene Körperteile, die auch bei der Haltefunktion der Greifzange wirken, sowie durch die Zehenendballen vom 2. und 3. Strahl. Den Anteil dieser letztgenannten Ballen an der Kraftübertragung kann man nur als gering einschätzen; er ist jedoch bislang nicht quantifiziert worden. Es soll noch angemerkt werden, daß *T. bancanus* beim Absprung die Hände und den Schwanz einfach vom Untergrund abhebt, die betreffenden Oberflächen also bei der Beschleunigungsarbeit keine Rolle spielen.

## Äußere Anatomie der Volarhaut der Palma

### *Proximaler Hypothenar (Hp)*

Der proximale, primäre Hypothenar der Primatenplanta nimmt bei *T. bancanus* in mehrererlei Hinsicht eine Sonderstellung ein. In einer für die Primaten ursprünglichen Weise erscheint er zunächst dreieckig und besitzt eine deutliche, auf der Ulnarseite dem 5. Strahl zuweisende Spitze. Mit einer größten Länge von zumeist fast 9 mm und einer Abdruckfläche von je nach Auflagedruck 28—35 mm² beim adulten Individuum ist er gleichzeitig der größte Ballen der Hand. Auch dies entspricht dem ursprünglichen Zustand der Primaten. Seine durchschnittliche Musterintensität P.I. = 0,65 (≙ 4,23; n = 44, S.D. = 0,25 ≙ 1,36) liegt weit über dem Durchschnitt aller anderen Ballen (Abb. 7) sowohl der Vorder- als auch der Hinterextremität. Alle Angaben zur Musterintensität P.I. beziehen sich nur auf die Exemplare vom Fangort Semongok, die sämtlich einer Population angehören. Wegen des hohen Komplexitätsgrades seiner Muster läßt sich für den Hypothenar auch kaum eine Hauptrichtung der Papillarleisten angeben. Bei differenzierter Betrachtung ist

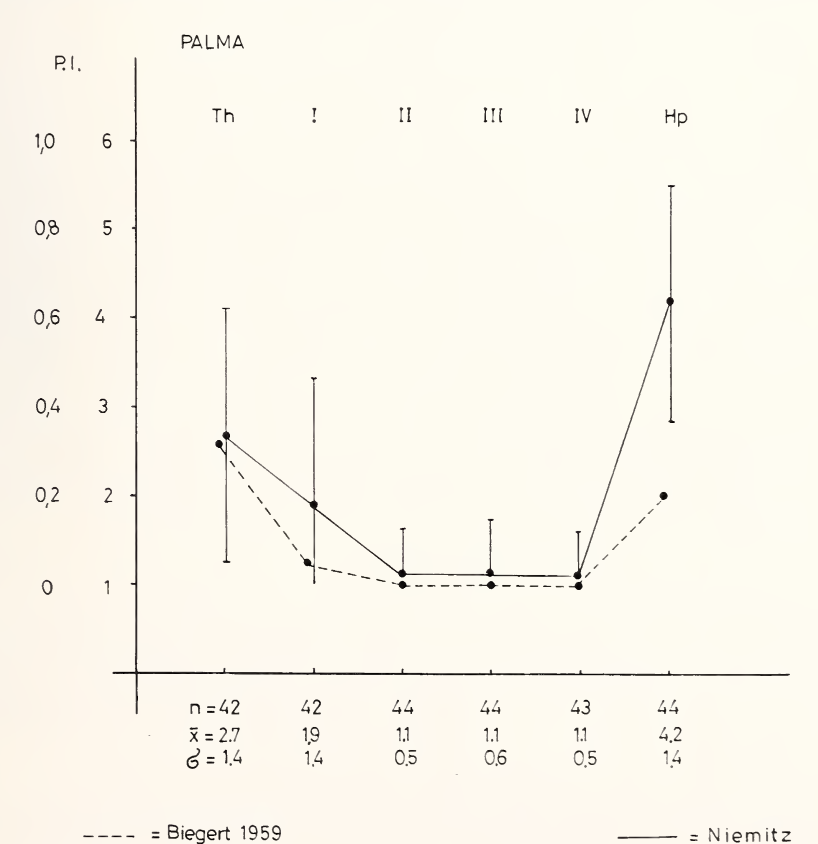



*Abb. 7.* Musterintensitäten P.I. der palmaren Ballen der Individuen dieser Untersuchung an *T. bancanus*, verglichen mit den Werten von Biegert (1959) an der Gattung *Tarsius*. Für P.I. liegen zwei Skalen vor: links nach Midlo und Cummins (M & C), rechts nach der Umrechnung (M & C · 5) + 1; die zweite Skala ist völlig gleich der anderen, aber einfacher zu behandeln. Die einzigen signifikanten Unterschiede zwischen den Ergebnissen beider Autoren bestehen in der durchschnittlichen P.I. des Hypothenars

jedoch auffällig, daß in der Mehrzahl der Fälle die Hauptrichtung der Leisten zur proximo-ulnaren Richtung eher in geschlossenen Bögen verläuft. Vorhin wurde darauf hingewiesen, daß hier an der Palma mehr kompressive als scheren Kräfte auftreten. Während an allen anderen Ballen der Palma die Leistendichte recht konstant ist mit zumeist um 7, manchmal bis zu 9 Linien pro mm, so können doch in Einzelfällen beim Hypothenar 6, bisweilen sogar nur 5,5 Linien pro mm gemessen werden.

Obwohl die durch Beugefalten hervorgerufenen Areolae cutaneae den Hypothenar von *T. bancanus* gut umschreiben, kann man in einem beträchtlichen Prozentsatz (sicher über 30 %, eventuell auch über 50 % der untersuchten Fälle) erkennen, daß sich seine Papillarleisten in jenen des Interdigitalballens IV fortsetzen. Es kann schon hier angemerkt werden, daß sich am Fuß zwischen diesen beiden Ballen bei der Mehrzahl der Individuen eine Verschmelzung vollzogen hat.

### *Thenar (Th)*

Der Thenarballen hat eine angenähert rundliche bis ovale Form. Sein Abdruck ist in der Regel etwa 5 mm breit und zirka 6 mm lang, wobei die Längsachse ungefähr der Richtung des Os metacarpale I folgt. Die Berührungsfläche schwankt also um den Bereich von 22 mm². Mit dem Wert von P.I. = 0,33 ($\triangleq$ 2,66; n = 42, S.D. = 0,29 $\triangleq$ 1,43) stellt er den Ballen mit der zweitgrößten Musterintensität der Hand dar. Nur 4 von 46 Thenarballen der hier vorliegenden Sammlung zeigen parallelen, offenen Verlauf ohne jede weitere Musterung. Am häufigsten sind spurenförmige Bildungen vertreten, bei denen deutlich eine Präferenz der Richtung in der Längsachse des Ballens erkennbar ist. Nach den biomechanischen Beobachtungen müssen die neben den kompressiven Kräften hier angreifenden scherenden Belastungen beim Klettern oder beim Sitzen an dickeren Stämmen etwa dieser Richtung entsprechen. Bei 55 % aller inspizierten Hände (31 von n = 56) weisen die Papillarleisten des Thenar Verbindungen zu jenen des I. Interdigitalballens auf. In 10 Fällen, also fast einem Fünftel der Individuen, erreicht diese Verschmelzung einen solchen Grad, daß sich eine einheitliche Fläche mit durchgehenden Papillarleisten abdrückt, welche an der Trennlinie zwischen beiden Ballen nur noch eine mehr oder minder seichte Einbuchtung im Umriß zeigt. Für den Verlauf der Leisten ist typisch, daß sie zumeist von der radialen Seite des Thenar zur ulnaren des I. Interdigitalballens ziehen, trotzdem aber die Hauptrichtung der Leisten beider Ballen etwa in Richtung des Pollex gewahrt bleibt. Dies kommt durch doppelten Richtungswechsel zwischen den beiden Ballen zustande.

### *Interdigitalballen I*

Mit durchschnittlichen Achsenlängen von etwa 4,2 mm und 3,5 mm hat der ziemlich runde erste Interdigitalballen eine Abdruckfläche von etwa 10—12 mm². Etwas mehr als die Hälfte der eindeutig zuzuordnenden Ballen (22 von n = 42) zeigen lediglich ein offenes Feld. Bei nur 6 der begutachteten Hände sind komplexere Verhältnisse als spurenförmige Bildungen zu beobachten. Dementsprechend liegt die mittlere Musterintensität nur bei P.I. = 0,18 ($\triangleq$ 1,90; n = 42, S.D. = 0,29 $\triangleq$ 1,43). Die Richtung der sehr genau parallelen Leisten der offenen Felder verläuft wieder exakt in der Achse des 1. Strahles und folgt somit auch hier den Vektoren ansetzender Scherkräfte.

### *Interdigitalballen II, III und IV*

Sie können wegen ihres einheitlichen Musterverlaufs gemeinsam besprochen werden. Zunächst weisen die Messungen den II. Interdigitalballen als zweitgrößte dieser Palmarstrukturen von *T. bancanus* aus: durchschnittlich ist er etwa 6,0 mm lang und

5,5 mm breit und drückt damit auf eine Fläche des Untergrundes von ungefähr 25 mm². Im Gegensatz zu diesem großen Ballen, der übrigens in axialer Verlängerung des Hypothenar liegt, bildet der Interdigitalballen III nur eine recht flache Erhebung, so daß er oft kaum abgebildet wird. Seine in etwa ovale, oft nicht scharf begrenzte Form von knapp 2,5 mm Breite und etwa 3,5 mm Länge ergibt so eine aufliegende Fläche von ca. 7 mm²; oft jedoch ist dieses Areal kleiner abgebildet und kann im Abdruck gelegentlich sogar fehlen. Die angenähert runde Fläche des Interdigitalballens IV ist dagegen immer vorhanden. Ihr Durchmesser beträgt zumeist zwischen 4,0 mm und 4,5 mm, womit sich seine Fläche zu etwa 13 mm² berechnet.

Alle diese drei Ballen zeigen streng axial ausgerichtete, zumeist völlig offene Muster (Abb. 7 u. 11), also wieder eine Ausrichtung nach den scherenden Vektoren der auf die Haut wirkenden Kräfte. Die Werte für die Musterintensitäten der Tarsier aus Semongok lauten:

| Interdigital-ballen Nr. | n | P.I. nach MIDLO u. CUMMINS | nach Umrechnung | S.D. nach MIDLO u. CUMMINS | nach Umrechnung |
|---|---|---|---|---|---|
| II | 44 | 0,03 | 1,14 | 0,10 | 0,51 |
| III | 44 | 0,03 | 1,14 | 0,13 | 0,63 |
| IV | 43 | 0,02 | 1,12 | 0,10 | 0,50 |

Beim Vergleich der Musterintensitäten der einzelnen Ballen der Palma von linker und rechter Hand liegen die Stichproben pro Körperseite zwischen 19 und 23 Individuen, lassen sich also, insbesondere wegen der vorzugebenden Einschätzungsfehler (s. Methoden) der Musterkomplexität, nicht statistisch auswerten. Wenngleich der II. und der IV. Interdigitalballen rechts und links Muster sehr ähnlichen, geringen Komplexitätsgrades aufweisen, so läßt sich jedoch immerhin feststellen, daß alle 6 Ballen der rechten Hand eine durchschnittlich höhere P.I. erreichen als links.

Nimmt man die 37 auswertbaren Durchschnittswerte von Musterintensitäten der Palma von *T. bancanus* aus Semongok zusammen, so ergeben sich die in Abb. 8 dargestellten Verhältnisse. Man muß bei dieser geringen Anzahl von Werten jedoch berücksichtigen, daß es sich jeweils um eine Durchschnittsbildung aus jeweils 6 Einzelwerten handelt, das Histogramm also auf 222 Einzeldaten beruht, wenngleich eingeschränkt werden muß, daß wegen der Kopplungsgruppen keine kombinatorische Chancengleichheit besteht. Die Werte der wenigen Individuen aus dem Fanggebiet von Matang liegen alle, ohne viel zu streuen, in der rechten Hälfte der Verteilung der Individuen vom etwa 20 km entfernten Semongok. Dies könnte ein gewisses Indiz sein für die Wirksamkeit des zwischen den beiden Gebieten liegenden Sarawak-Flusses als genetische Barriere. Die nähere Analyse der Muster liefert hierfür ein weiteres Indiz, indem die Tiere in Matang sämtlich dazu neigen, Doppelschleifen aufzuweisen, auch wenn diese nicht immer vollständig ausgebildet waren. Mehr soll jedoch an den wenigen Individuen nicht interpretiert werden.

### *Hautstruktur der Finger*

Untersucht man die Haut der Finger von *T. bancanus*, so erkennt man auf der Dorsalseite, daß sie außer an den Gelenken meist stark dunkelbraun pigmentiert ist. Die Phalanges proximales und mediae tragen dorsal keine Papillarleisten. Die Haut ist dort mit spärlichen, kurzen, borstenartigen Haaren versehen. In streifendem Licht und bei Inspektion mehrerer Hände kann man erkennen, daß diese Haare in Schrägzeilen stehen. Diese Beobachtung bereitet übrigens zunächst Schwierigkeiten, wird aber durch die von den Haarwurzeln erzeugten Höckerchen erleichtert, welche bei

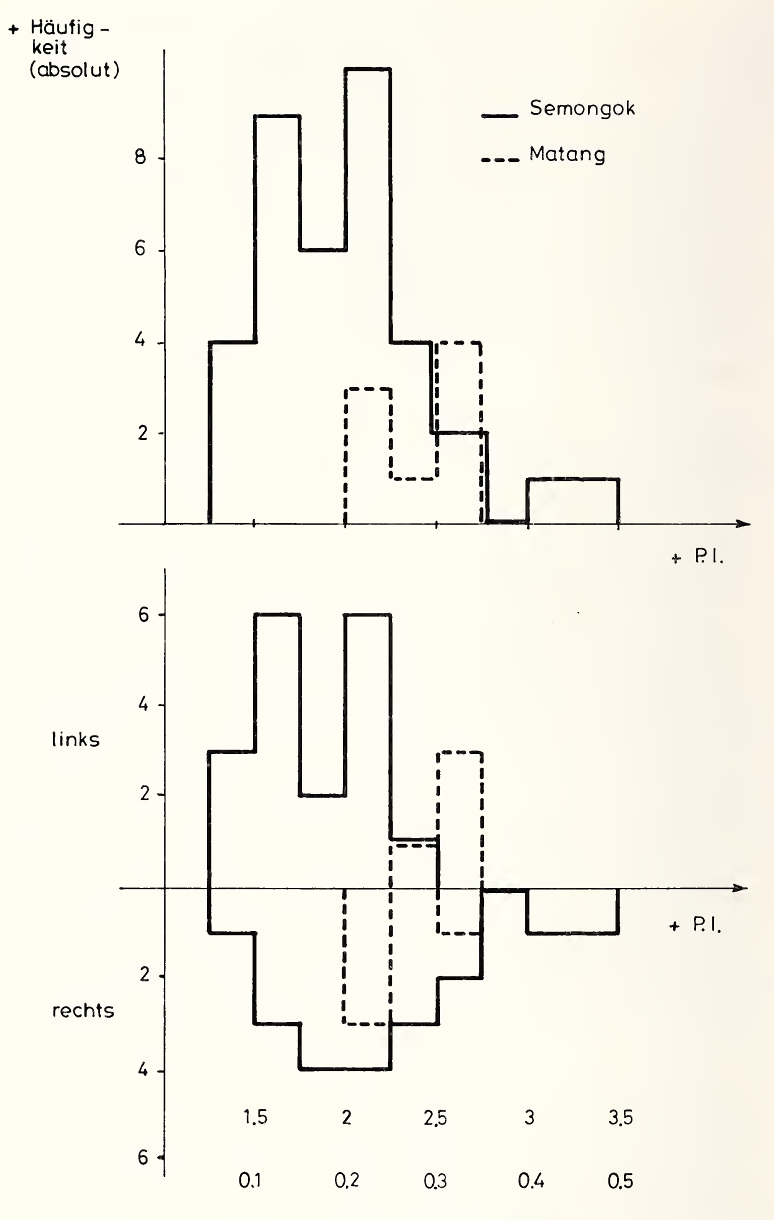



*Abb. 8.* Durchschnittliche P.I. der Palmarballen von *Tarsius bancanus borneanus* aus den Fanggebieten von Semongok und Matang. *Oben:* rechte und linke Ballen gemeinsam; *unten:* rechte und linke Ballen zum Vergleich getrennt

streifender Beleuchtung entsprechende Schatten werfen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die Haare nicht immer einzeln stehen, sondern daß Zweier-, Dreier- und Vierergruppen von Haaren zusammen häufiger vorkommen als Einzelhaare (Abb. 9).

Von dorsal betrachtet weisen die Finger von *T. bancanus* nur auf dem Nagelballen zirkulär um den Nagel verlaufende Papillarleisten auf. Dies ist auch die

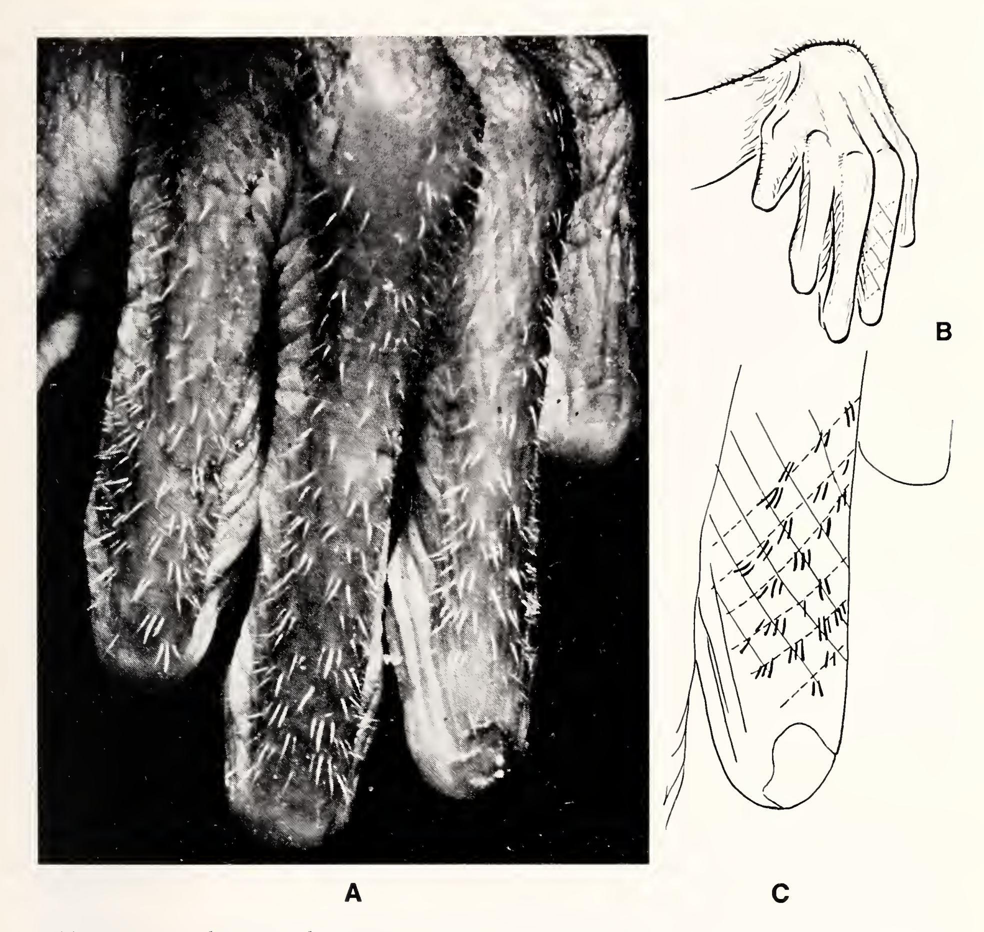



*Abb. 9. Tarsius bancanus borneanus.* A und B: Extensorenseite der proximalen Fingersegmente der Strahlen 2, 3 und 4. Man erkennt, daß die Haare einzeln oder in Zweier-, Dreier- und Vierergruppen in nicht sehr strenger, gegenläufiger Anordnung in Schrägzeilen stehen. C: Schematische Skizze des 4. Strahles von A mit Einzeichnung der Schrägzeilen

Region der feinsten Leisten an der Hand mit um 11—12 Linien pro mm (manchmal bis zu 14 Leisten pro mm) und dem flachsten Relief (s. u.). Auf der Ventralseite der Nagelballen jedoch weisen die Papillarleisten aller Nagelballen der Hand streng gerichtet und fast immer selbst ohne spurenförmige Muster in axialer Richtung, also parallel zu den hauptsächlich ansetzenden Scherkräften. Bei den weniger häufigen seitlichen Scherkräften werden Finger und Nagelballen einer geringfügigen, aber deutlichen Rotation um ihre Längsachse unterworfen. Der Fingernagel nähert sich dabei der belasteten, meist unteren Seite (Abb. 10). In dieser Situation kommt auf der dem Substrat zugeneigten, lateralen Seite des Nagelballens ein höherer Kompressionsvektor hinzu, wobei die Resultierende dann etwa senkrecht auf dem Verlauf der Papillarleisten zu stehen kommt (Abb. 10).

Es wurde oben beschrieben, daß beim Klettern und beim Sitzen an dickeren Stämmen oft die ganze Palmarseite der Finger dem Substrat aufliegt. Insbesondere auf der Flexorenseite, seitlich der Sehnen der langen und kurzen Flexoren befinden sich in diesem Bereich Druckpolster im Bindegewebe, die mit Fett und besonders mit Schweißdrüsen erfüllt sind (s. u.). Die Anhäufung dieser Drüsen indiziert eine Ad-

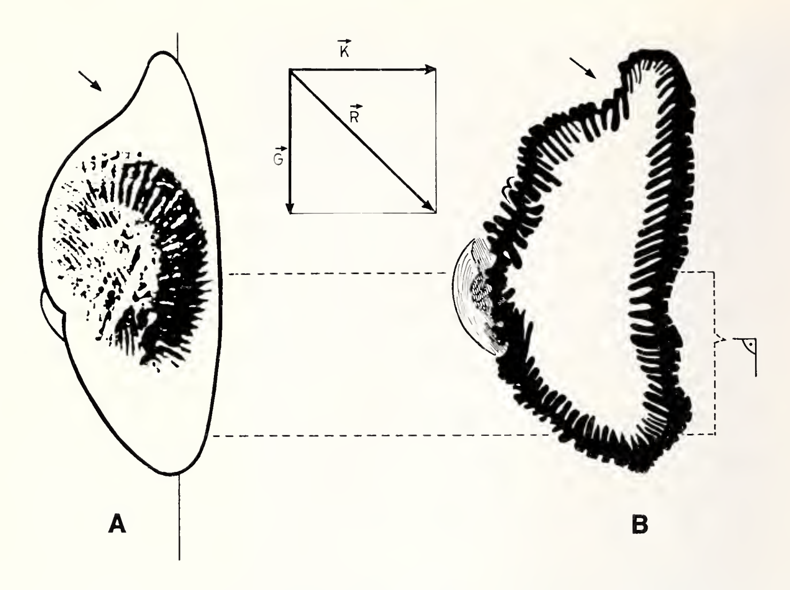



*Abb. 10.* A: Abdruck der apikalen Papillarleisten eines Fingerballens (hier: Pollex der linken Hand), kombiniert mit einer schematischen Skizze der Apikalansicht des Ballens unter Kompressionsbelastung durch Zugriff K und Scherbelastung durch Gravitation G. Die Verformung erzeugt einen Sulcus oberhalb des Fingernagels. Die Papillarleisten, die den Stamm berühren, stehen annähernd senkrecht zur Scherkraft G. B: Querschnitt eines unter seitlicher Verformung fixierten Nagelballens. Die Epidermiskämme und Coriumwälle im Bereich jener Papillarleisten, die den Stamm berühren, stehen durch diese Verformung annähernd senkrecht zur scherenden Kraft G und sind somit optimal verankert

häsionsfunktion auch dieser Flächen. Die Lageverhältnisse des Sehnenbündels und der Polster führen auf der Phalanx proximalis und media zur Ausbildung einer längs verlaufenden Rinne (Abb. 11). Die Papillarleisten in dieser Region weisen distal aufeinander zu und bilden so ein nach proximal offenes „V". Da die hier in seitlicher Richtung angreifenden Kräfte, wie oben gezeigt wurde, zwar eine wichtige Rolle spielen — hierauf wird unten noch näher eingegangen —, die stark vorherrschende Beanspruchung der Haut aber als Scherkraft in axialer Richtung liegt, ist diese Profilstruktur bemerkenswert. Sie entspricht nämlich dem gleichen Konstruktionsprinzip wie beim Schwanz von *Tarsius* (Sprankel 1965), bei dem die nach kranial gerichtete Scherkraft ebenfalls durch ein V-Profil aufgefangen wird.

## Äußere Anatomie der Volarhaut der Planta

### *Hypothenar (Hp) und Interdigitalballen IV*

Bei einigen der uns vorliegenden *T. bancanus* lassen sich der primäre Hypothenar (≙ distaler Hypothenar, Hd, Biegert 1959) und der proximale Hypothenar (≙ accessorischer Hypothenar, Hp, Biegert 1959) im Abdruck dadurch erkennen, daß ein- oder beidseits in ihrer Begrenzung eine leichte Einbuchtung zu sehen ist (Abb. 12. Pfeil A). Da diese Sulci aber, wenn sie überhaupt auftreten, nur sehr wenig ausgeprägt sind, werden diese Ballen gemeinsam behandelt. Das gleiche gilt für den IV. Interdigitalballen, der zwar in ziemlich genau der Hälfte aller untersuchten Fälle als leicht abgeschnürtes Abdruckbild in Erscheinung tritt, bei dem aber eine genaue Messung der Länge nicht möglich gewesen wäre. Auf den drei, in allen






*Abb. 11 (links).* Abdruck der Interdigitalballen II, III und IV und des 5. Fingers. Die Hauptrichtung der Papillarleisten der Interdigitalballen weicht nicht sehr von der Richtung der Finger ab. Die Flexorenseite des Fingers zeigt ein nach distal schließendes, V-förmiges Muster und einen Sulcus in der Mitte. Der Fingerballen ist passiv radial verbogen; die Papillarleisten stehen genau in axialer Richtung. — *Abb. 12 (rechts).* Abdruck einer rechten Planta von *Tarsius bancanus borneanus.* Pfeil A zeigt die Verschmelzungsgrenze zwischen dem primären, distalen Hypothenar und dem proximalen, akzessorischen Hypothenar. Pfeil B zeigt auf den Abschnitt des distal schließenden, V-förmigen Profils zwischen dem I. und dem (II. + III.) Interdigitalballen

beobachteten Fällen zumindest teilweise fusionierten Ballen wurden keinerlei Muster gefunden. Während der Hypothenarballen der Hand die mit Abstand kompliziertesten Papillarleistenmuster aufweist, zeigt der entsprechende Ballen der Planta also ein Minimum an Musterintensität. Die streng parallel angeordneten Leisten verlaufen bei normaler Haltung des Fußes senkrecht, also in Richtung der Gravitationskraft, welche sie durch Friktion auffangen müssen. Dichte und Relief der Papillarleisten entsprechen etwa jener der Palma, meist also ungefähr 7—8 Linien pro mm. Aus den Fotos und Beobachtungen ist nicht einwandfrei zu beantworten, in welchem Maße die kompressiven Kräfte dort auf die Haut einwirken.

### *Thenar (Th)*

Im Gegensatz zum Hypothenar mit P.I. = 0,0 ($\triangleq$ 1,00) werden beim Thenar mit P.I. = 0,16 ($\triangleq$ 1,78; n = 45, S.D. = 0,07 $\triangleq$ 1,33) zwar geringe, aber dennoch die höchsten Intensitäten der Planta gefunden. Ausnahmslos alle untersuchten Muster auf dem Thenarballen von *T. bancanus* verlaufen in ebenfalls angenähert senkrechter Hauptrichtung. Wie weiter oben geschildert, kann aus den gegenüber den Grundphalangen abgeknickten Metacarpalia geschlossen werden, daß auf dem Thenar und Hypothenar relativ mehr kompressive und vergleichsweise weniger scherende Kräfte einwirken. Während die Relation dieser einzelnen Vektoren bei den beiden genannten Ballen noch ungeklärt bleibt, ist jedoch sicher, daß die scherenden Kräfte auf den distaleren Teilen des Fußes größer sind als hier.

Thenar und Hypothenar und IV. Interdigitalballen bilden zusammen ein großes, proximal schließendes „V“, welches wiederum als Profilstruktur anzusehen ist. Nur

handelt es sich hier um ein mehrfach größeres Gebilde. Die Auflagefläche der 3 bzw. 4 Hautballen ist wegen dieser V-Form auch nicht ganz einfach zu bestimmen. Als geeignete Methode bot sich die Planimetrie durch Wiegen von Fotoausschnitten an. Der bei bestimmten Funktionen des Fußes und beim Nehmen des Abdrucks angewandte Druck ist unbekannt. Es ist daher sinnvoll, lediglich die Größenordnung der Auflagefläche zu ermitteln. Deshalb wurde dies bei nur einem mittelgroßen Abdruck durchgeführt und lieferte einen Wert von ziemlich genau 60 $mm^2$ (59 $mm^2$), für den Thenar, den Hypothenar und den IV. Interdigitalballen zusammen.

Für die Stichprobe der linken gegen die rechten Musterintensitäten des Thenar ergaben sich folgende Werte:

$$P.I._{li} = 0{,}13\ (\triangleq 1{,}65;\ n = 23,\ S.D. = 0{,}01 \triangleq 1{,}07)$$
$$P.I._{re} = 0{,}18\ (\triangleq 1{,}91;\ n = 22,\ S.D. = 0{,}01 \triangleq 1{,}57)$$

Wenngleich es sich auch nur um den Thenarballen handelt, der überhaupt nennenswerte P.I. zeigt, so finden sich dennoch auf der rechten Körperseite auch am Fuß die größeren, durchschnittlichen Musterintensitäten. Dies betrifft alle Ballen, die überhaupt ein Muster aufweisen.

### *Interdigitalballen I*

Thenar und Interdigitalballen I erscheinen bei *T. bancanus* im Abdruck oft von etwa gleicher Größe. Mit einer größten Länge von 10—11 mm, manchmal bis zu 12 mm (über die am lebenden Tier gemessene größte Länge dieses Ballens siehe: Niemitz 1977b) und einer größten Breite von 4—4,5 mm gleicht die Fläche des I. Interdigitalballens etwa jener des Thenars. Die Berechnung der Fläche mit Hilfe einer Näherungsellipse ergibt Werte zwischen 33 $mm^2$ und 42 $mm^2$, was sich gut mit dem planimetrisch ermittelten Wert von 37,4 $mm^2$ deckt. Von 45 auswertbaren Abdrücken zeigen 43 offene Felder; die beiden verbleibenden Interdigitalballen weisen spurenartige Bildungen (Vestige) auf. Es handelt sich hierbei um den rechten und den linken Ballen eines Individuums, welches in anderer Hinsicht unauffällig ist. Eine Aussage zu treffen über die eventuelle Häufigkeit von Mustern auf diesem Ballen ist also bisher nicht möglich. Die Richtung der ziemlich streng parallel angeordneten Papillarleisten verläuft, gleich wie den anderen diesbezüglich beschriebenen Ballen des Fußes, in normaler Fußhaltung senkrecht auf den Untergrund.

### *Interdigitalballen II und III*

Auch auf dem benachbarten Ballen der Planta verlaufen die Leisten vertikal. Der Interdigitalballen (II und III) gleicht dem I. Zwischenfingerballen auch in der Musterintensität außerordentlich. 44 der 46 Abdrücke haben offene Felder mit parallelen Leisten. Die beiden Ausnahmen gehören hier aber verschiedenen Individuen an. Die parallel angeordneten Leisten verlaufen ebenfalls in senkrechter Richtung. Mit einer größten Länge um 9 mm und einer größten Breite um 5—5,5 mm werden bei ihm wegen der annähernd dreieckigen Form jedoch nur etwa 30 $mm^2$ Auflagefläche gemessen. Der Ballen bildet mit dem I. Interdigitalballen zusammen ein weiteres V-Profil, welches, gleich dem Thenar-Hypothenar-Komplex, sich distal öffnet. Ferner kommt hinzu, daß der Verlauf jener Papillarleistenabschnitte, die sich nahe der dem jeweils anderen der beiden Interdigitalballen zuweisenden Seite befinden, leicht nach distal umbiegt. Auf diese Weise entstehen bei nicht sehr weit gespreizten Zehen ein sich proximal öffnendes, komplementäres V-förmiges Profil, das an dickeren Stämmen — an denen die Zehen nur mäßig gespreizt werden — ein optimales Profil gegen ein Abrutschen an der Unterfläche ergibt (Abb. 12. Pfeil B).

*Hautstrukturen der Zehen*

Die Pigmentation der Zehen ähnelt sehr der der Finger. Auch das Haarverteilungsmuster ist ähnlich. Jedoch kamen Schrägzeilen vornehmlich auf dem 4. und 5. Strahl vor und weniger auf dem kurzen Hallux und den stark modifizierten 2. und 3. Strahlen mit den Putzkrallen. Daneben besteht der einzige nennenswerte Unterschied darin, daß an den Zehen weniger Dreier- und Vierergruppen und wesentlich mehr einzeln stehende Haare vorhanden sind und dadurch die Schrägzeilenstruktur oft besser zu erkennen ist als an der Hand. Von dorsal betrachtet lassen sich Papillarleisten ebenfalls nur auf den Nagelballen erkennen. Sie zeigen den gleichen Verlauf wie an den Händen, das heißt sie sind zirkulär um den Nagel angeordnet. Von volar gleichen die Nagelballen im Prinzip denen der Hände. Auch hier werden parallele Leisten angetroffen, also offene Felder in Richtung der Achse des Strahles (histologische Besonderheiten s. u.). Für die Lokomotion und für das Positionsverhalten sind die Nagelballen bedeutsam, besonders der größte Endballen am Hallux. Mit einem größten Durchmesser von um 9 mm (bei *T. syrichta* um 7 mm; NIEMITZ 1977b) und einem kürzesten Durchmesser um 7,5 mm ergibt sich eine Auflagefläche des Ballens von über 50 mm² (53 mm²). Anhand des früher bearbeiteten Materials (NIEMITZ 1977b) ergeben sich für *T. syrichta* übrigens weniger als $^2/_3$ dieses Wertes, nämlich um 33 mm². Der Größe nach folgen der 2. Nagelballen mit 5,5–6,0 mm längstem Durchmesser (≙ 20–25 mm² Auflagefläche), der 4. Nagelballen mit um 5,5 mm (≙ ca. 21 mm²), der dritte mit 5–5,5 mm (≙ ca. 20 mm²) und schließlich der fünfte mit 4,5–5 mm (≙ ca. 17 mm²). Mit Ausnahme des aus 3 respektive 4 Ballen verschmolzenen Thenar-Hypothenar-Komplexes ist somit jener an der Spitze des Hallux der größte einzelne Ballen am Fuß überhaupt. Die als Friktionsflächen funktionell manchmal zu vereinigenden Nagelballen des 4. und 5. Strahles, welche den anderen Hebel der Greifzange des Fußes darstellen, messen zusammen nur etwa 80% (ca. 38 mm²) der Auflagefläche des Hallux-Ballens. Bei ihnen kommt aber, im Gegensatz zu den Verhältnissen an der 1. Zehe, noch die Volarseite der Phalanges proximales et mediae als zusätzliche Hautfläche zum Tragen.

Diese Hautflächen unterscheiden sich bei den einzelnen Zehen. Während an den Zehen 4 und 5 die Papillarleisten wie bei den Fingern ein proximal offenes V bilden, fehlt ein solches Profil an den ersten drei Strahlen. Minimale Papillarleisten sind bei einigen Individuen an der 3. Zehe zu finden, doch läßt sich wegen ihrer Kleinheit und des sporadischen Auftretens nicht entscheiden, ob auch hier prinzipiell eine V-förmige Anordnung vorliegt. Der durch die Flexoren-Sehnen hervorgerufene Sulcus ist beim 3. Strahl einigermaßen, bei der 4. und 5. Zehe immer gut ausgebildet; auf der Volarseite der ersten beiden Zehen fehlt er.

## Mikroskopisch-anatomische Befunde

Unter dem Mikroskop wurden nur die Finger und die Zehen untersucht, weil die hier auf die Haut einwirkenden Kräfte relativ einfach sind. Am Endglied der Finger mit seinem Nagelballen nehmen die Hautstrukturen einen beträchtlichen Anteil ein. In einem Querschnitt durch die Mitte des Fingernagels des 3. Fingers ist die Epidermis — von der Tiefe der Kämme bis zur Höhe der Leisten — 0,28 mm bis 0,35 mm dick, ein Fünftel der Dicke des ganzen Ballens (etwa 1,6 mm einschließlich aufliegendem Nagel). Da die Haftkämme sich aber an manchen Stellen schräg zur Oberfläche des Stratum corneum einsenken (vgl. Abb. 16), beträgt der Abstand vom Scheitel der Papillarleiste zu jenem des Epidermiskammes bis zu 0,42 mm. Deutlicher noch wird der Anteil der Oberhaut, wenn man beachtet, daß der maximale Abstand der



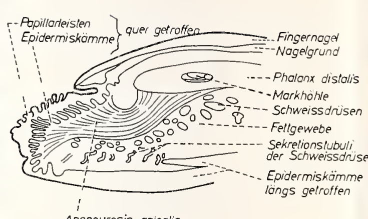



*Abb. 13.* Längsschnitt, 15 μ, durch das Nagelglied eines rechten 3. Fingers von *Tarsius bancanus borneanus.* (Hämatoxylin-Eosin-Färbung; weitere Erklärungen im Text)

dorsalen und der palmaren Epidermiskämme des Ballens nur 0,75 mm, also weniger als 45 % der Gesamtdicke beträgt. Das Relief der Papillarleisten erreicht hier eine Tiefe von etwa 40 μ bis 70 μ. Die Papillarleisten und Epidermiskämme sind keineswegs immer senkrecht zur Hautoberfläche orientiert. Unter dem bei diesem Querschnitt 0,8 mm breiten Nagel ragen die Kämme schräg auf die Fingermitte zu, so daß ihr Minimalabstand unter dem Fingernagel nur 0,1 mm bis 0,15 mm beträgt. Seitlich neben dem Nagel werden auf einer Strecke von einem halben Millimeter nur 5 Leisten quer getroffen; etwas weiter zur Seite drängen sie sich aber zusammen, so daß bis zu 6,5 Leisten auf einen halben Millimeter gezählt werden. Hier bleiben die Epidermiskämme aber dennoch tief verankert. Im Querschnitt erscheinen sie als etwa 0,27 mm breiter Kamm mit ungefähr 30—50 μ schmalen „Zinken". Sie werden getrennt von den durchschnittlich ebenso schmalen Wällen des hineinragenden Coriums, die ihrerseits eine Höhe von zirka 0,16 mm erreichen. Die Höhe des Reliefs der Papillarleisten ist in diesem Bereich äußerst gering und mißt durchschnittlich etwa 40—50 μ. An der Umschlagskante zur Palmarseite kann es äußerlich sogar fast völlig verschwinden, wenngleich die Haftkämme der Epidermis im mikroskopischen Präparat deutlich zu erkennen sind.

Etwas über der Umschlagskante weisen die Querschnittspräparate eine Einsenkung der Oberfläche auf, welcher am lebenden Tiere ein oftmals sichtbarer Sulcus entspricht (Abb. 10, →). Auch an der Beugerseite, wo die Papillarleisten in solchen Querschnitten ja senkrecht zu ihrer Verlaufsrichtung getroffen werden, stehen Coriumswälle und Epidermiskämme nicht senkrecht zur Hautoberfläche, sondern im Winkel zwischen 45° (nahe dem Rande) und 70° (nahe der Mitte) zur Mittelebene hin geneigt und liefern somit ein im Querschnitt symmetrisches Bild.

In der palmaren Hälfte des Nagelballens sowohl der Finger als auch der Zehen befindet sich ein ausgedehntes, zusammenhängendes Paket mächtiger Schweißdrüsen (Abb. 13), die nach den durchgeführten, stichprobenartigen Zählungen im Vergleich zur Dorsalseite des Nagelballens etwa 6mal so viel sezernierende Tubuli auf die Palmarseite entsenden. Das Bild einer längs geschnittenen Papillarleiste am Ballen einer großen Zehe verdeutlicht die regelmäßig seriale Anordnung der Tubuli mit Abständen zwischen 60 μ und 120 μ (Abb. 14). Dies würde auf einem solchen Nagelballen eine Dichte von etwa 80 Ausführungsgängen pro $mm^2$ bedeuten.

Die Drüsen der Volarhaut lassen sich nicht eindeutig dem ekkrinen oder apokrinen Typ zuordnen. Ihre sekretorischen Abschnitte sind lang und stark gewunden.

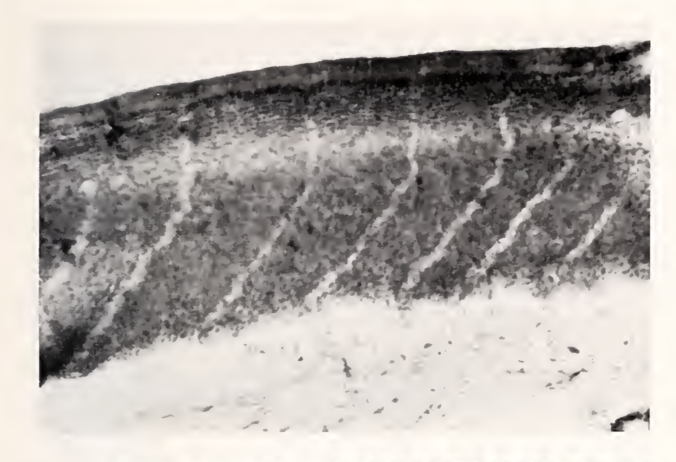


*Abb. 14.* Epidermis der Unterseite eines Nagelballens längs eines Epidermiskammes; 15 μ, HE-Färbung. Man erkennt die streng serial angeordneten Ausführungsgänge der Schweißdrüsen im Abstand von ca. 100 bis 140 μ

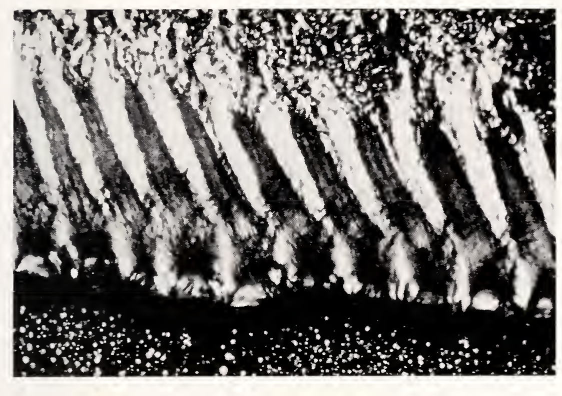


*Abb. 15.* Epidermis der Unterseite eines Nagelballens, 15 μ, quer. Polarisationsmikroskopisches Bild bei etwa 45° Analysatorstellung. Die Neigung der Epidermiskämme weist auf die Fingermitte. Man erkennt die hier schwarzen, anisotropen Kollagenstränge, die aus dem Corium zum Stratum basale der Epidermiskämme ziehen und diese anheften

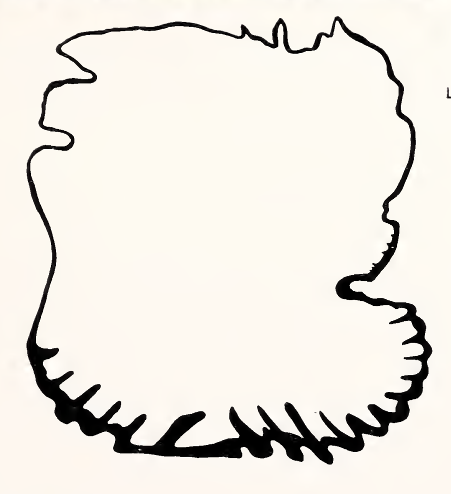



*Abb. 16.* Querschnitt durch einen 3. Finger in Höhe der Phalanx media. Die Schemazeichnung zeigt die Stärke der Haut und die auf die Fingermitte zuweisenden Haftkämme der Epidermis

Ihr Lumen ist recht weit; apokrine Abschnürungen der sezernierenden Zellen wurden nicht beobachtet. Die Ausführungsgänge haben in der gesamten Epidermis überhaupt keine Windungen. Diese verschiedenen Eigenschaften ergeben ein Mosaik von Merkmalen, die charakteristisch einmal für ekkrine, andernteils wieder für apokrine Sekretion sind.

Dorsal über dem kräftigen Schweißdrüsenpolster liegt in den Endballen der Strahlen beider Extremitätenpaare eine dicke Schicht straffen Bindegewebes. In Abb. 13 kann man erkennen, wie diese Bandmasse unter dem längs geschnittenen Fingernagel von der Phalanx distalis, übergangslos aus dem Periosteum entspringend, im Bogen nach vorn zieht zur Haut des Nagelballens. Sie übertrifft mit einer Stärke von maximal 0,35 mm sogar jene des Knochens und breitet sich, wie die Quer- und Längsschnitte aller Nagelballen zeigen, bis an den äußeren Rand des vorhin genannten Sulcus aus. Sie stellt das biegungselastische und zugfeste Gerüst aller dieser Ballen dar. Bemerkenswert ist dabei die Anordnung der Fasern und der Fibrozyten rechtwinklig zu den Papillarleisten: Abb. 13 zeigt die Bandmasse längs geschnitten, während die Coriumwälle, in die ihre Fasern einstrahlen (links oben), quer getroffen sind.

Auf der Dorsalseite und auf der Volarseite der Ballen kann man die feste Verankerung der Epidermis der Haftkämme erkennen (Abb. 15). Am besten gelingt dies unter dem Polarisationsmikroskop bei einer Analysatorstellung von ungefähr 45°, wobei sich die anisotrope, kollagene Substanz schwarz abbildet. Man sieht deutlich, wie kollagene Streifen breit am Stratum basale anheften.

Die Haut der Flexorenseite der Finger ergibt im Querschnitt ein den Nagelballen recht ähnliches Bild (Abb. 16). Die Haftkämme der Epidermis neigen auch hier der Fingermitte zu, und zwar in einem ähnlich großen Winkel von 50° bis 70°. Entgegen dem Nagelballen aber verlaufen die Papillarleisten auf der Oberfläche nicht parallel in axialer Richtung, sondern in einem distal geschlossenen „V“. Hier liegen also in der Tiefe ähnliche, auf der Oberfläche der Haut aber verschiedene Verhältnisse vor (siehe Diskussion). Die gesamte Stärke der Epidermis auf der Beugerseite der Finger beträgt von der Tiefe der Kämme bis zur Höhe der Leisten zwischen 0,15 mm und 0,20 mm. Dies ist aber nur 60% der Stärke, welche an den Nagelballen angetroffen wird. Wegen ihres Neigungswinkels zur Oberfläche messen die einzelnen Papillarleisten mit den zugehörigen Haftkämmen zwischen 0,14 mm und bis maximal 0,27 mm. Die Höhe der Coriumwälle weist Werte zwischen 0,07 mm und 0,14 mm auf. Demgegenüber beträgt die Tiefe des Oberflächenreliefs zwischen Leisten und Furchen zwischen 35 μ bis etwa 60 μ. Die Stärke der Epidermis in den Furchen befindet sich mit 40 μ bis 70 μ in krassem Gegensatz zur Dicke der papillarleistenfreien, dorsalen Haut der Finger mit um nur 15 μ oder 17 μ schwankenden Werten.

## Diskussion

Die von Hill (1953) beschriebene, sich von den Hautschuppen der Reptilien ableitende Anordnung von Höckern und Haargruppen am Schwanz von *T. spectrum* wurde von Sprankel (1965) und Kiesel (1968) näher untersucht und eingehend diskutiert. Die beiden letztgenannten Autoren stellten eine zunehmende Reduktion dieser archaischen Elemente über *T. syrichta* (mit vornehmlich Zweier- und Dreiergruppen) zu *T. bancanus* fest, der zwar einzeln aber durchaus ebenso in Schrägzeilen stehende Haare am Schwanz aufweist. Burmeister (1846) und Woollard (1925) erwähnen die feine Behaarung der Hand- und Fingerrücken, zwischen denen sie aber nicht differenzieren, obwohl die beiden Gegenden der Hand ein unterschiedliches Bild liefern. Es ist festzuhalten, daß sich die von Hautschuppen herleitenden Höckerchen und Haargruppen am Schwanz von *T. bancanus* auch an der Haut der Finger und Zehen wiederfindet und hier ein ursprünglicheres Bild liefert als am Schwanz derselben Art.

Aufgrund des Materials von Biegert (1959) gibt Kiesel (1968) eine Dichte der Papillarleisten von *Tarsius* mit 55 Leisten pro cm und nach seinen eigenen Messun-

gen am Schwanz mit 100—130 Leisten pro cm an. Es wurde oben festgestellt, daß bei *T. bancanus* auf der Dorsalseite der Nagelballen genauso schmale Papillarleisten auftreten, nämlich 10—13 Leisten pro mm. Das erwähnte Maximum von 13 Leisten pro mm fanden wir lediglich auf einem weniger als 1 mm breiten Streifen auf der Oberseite des Nagelballens von Fingern und Zehen. Die Durchschnittswerte der Leistendichte auf Palma und Planta fielen aber mit etwas über 7 Leisten pro mm recht einheitlich aus. Der von Kiesel angegebene Wert stellt für *T. bancanus* aus Sarawak allenfalls ein unteres Extrem dar.

Zur Anordnung der Handballen bemerkt Burmeister (1846): „Es liegt nämlich ein großer ovaler Ballen unter dem Handtheile des Daumens, welcher beim Menschen wohl ‚Maus' genannt wird, und ihm gegenüber ein langgezogener 8-förmiger am Außenrande der Handfläche. Zwischen ihnen erscheinen unter der Wurzel des Mittelfingers und folgenden Fingers zwei sehr hohe runde Ballen." Hier scheint eine richtige mit einer falschen Aussage kombiniert zu sein: Burmeister gibt zwar richtigerweise vier Interdigitalballen an, sagt aber, daß die beiden mittleren Ballen sehr hoch seien und unter dem 3. und 4. Strahl lägen. Der Interdigitalballen III, welcher sich unter dem 4. Strahl befindet, ist aber — wie oben beschrieben — oft nicht als richtiger Ballen ausgebildet und eher rudimentär. Vermutlich hat daher Burmeister mit den beiden hohen Ballen versehentlich den I. und den II. gemeint.

Interessanterweise ist es wiederum Woollard (1925), der sich wörtlich Burmeister anschließt, indem auch er den Interdigitalballen IV und den Hypothenar als 8-förmig bezeichnet. Die einzige Struktur, welche größere Veranlassung bietet, eine „8" zu erkennen, ist die oft s-förmig geschwungene Verlaufsrichtung der Papillarleisten auf und um den Thenar und I. Interdigitalballen.

Eine kurze Diskussion verdient ferner die kollagene Platte in den Nagelballen. Die Endballen sind recht stark verletzungsgefährdet: wenn sie eingeklemmt oder gequetscht werden, können Zugkräfte auf den Ballen wirken; ein Tarsier, der seine Hand aus der Gefahrenzone zurückzieht, könnte sich einen Nagelballen ohne weiteres abreißen. Zugkräfte in apikaler Richtung bilden daneben eine Komponente der Scherkraft beim Klettern (Abb. 5). Gegen den Verlust der Nagelballen und ähnliche Verletzungen ist dieses bindegewebige Gerüst sicher sehr wirkungsvoll, da es außer der genannten Gerüstbildung jeden dorsalen Epidermiskamm fest an dem ebenfalls gut gesicherten Knochen anheftet. Ich möchte für dieses bisher nicht beschriebene Gebilde die Bezeichnung Aponeurosis apicalis vorschlagen. Es ist möglich, daß Day und Iliffe (1975) die Apikalneurose bei ihren makroskopischen Untersuchungen gesehen haben, ohne sie näher zu beschreiben. Vom distalen Ende der Musculi contrahentes schreiben sie: „. . . the two heads gain attachment to the fascial expansion over the distal phalanx." Sowohl in dem beigefügten Bild jedoch, als auch im weiteren Text bleiben ihre Aussagen mehrdeutig: „. . . their distal attachments are to the dorsal surfaces of the distal phalanges." Nach Vorlage der oben beschriebenen Befunde stellte Day (pers. Mitt.) fest, die Contrahens-Muskulatur müßte in der Aponeurosis apicalis ansetzen und demnach nur mittelbar auf den Knochen wirken.

Die oben erwähnte rechtwinklige Ausrichtung der Fibrozyten und der Kollagenfasern der Apikalaponeurose in bezug auf die Papillarleisten entspricht übrigens einem zu verallgemeinerndem System. Elsdale und Wasoff (1976) sprechen hier ganz generell von der „orthogonalen Transformation" und weisen darauf hin, daß der Index der Musterintensitäten (sie nennen ihn den „topological index") nicht geändert wird, sondern nach vollzogener „orthogonaler Transformation" den gleichen Wert beibehält.

Die Verteilung der Schweißdrüsen auf der Vorlarseite der Extremitäten und auf der Dorsalseite von Hand und Fuß lassen einen Zusammenhang zwischen den potentiell stark sezernierenden Schweißdrüsen an den Friktionsflächen und den durch sie

beeinflußten Reibungskoeffizienten der Haut einleuchtend erscheinen, was zumindest für den Bereich des Positions- und des Lokomotionsverhaltens Bedeutung hätte. An der Hand wäre sie auch zusammen mit dem Manipulierverhalten zu diskutieren. MONTAGNA und JEUNG (1962) berichten von ähnlichen Schweißdrüsen unter den leistentragenden Volarflächen bei *Galago crassicaudatus*. Die Anzahl der Ausführgänge der Schweißdrüsen liegt bei *T. bancanus* sehr hoch. Bei 10—11 Ausführungsgängen pro mm und einer Leistendichte von etwa 7—8 pro mm kommen so 70–90 Orte der Schweißsekretion auf einen Quadratmillimeter. Die funktionell völlig verschiedenen Verhältnisse beim Menschen lassen jedoch die Relation der Größenordnungen erkennen. An der Hand- und Fußfläche von *Homo* sind es 3—4 Schweißdrüsenausgänge pro Quadratmillimeter (LULLIES und TRINCKER 1974). Dieses Verhältnis von durchschnittlich 1:23 demonstriert, welch feine Verteilung des Sekrets nötig ist und zeigt den hohen biologischen Wert der Schweißabscheidung bei diesem Primaten bezüglich der Adhäsion. Für die Beschaffenheit der Haut hinsichtlich ihrer Reibungseigenschaften sei noch das Harnwaschen einiger anderer Prosimier und Simier erwähnt (ANDREW und KLOPMAN 1975; DOYLE 1974). Welche Bedeutung das Reiben der Füße in Harnmarken bei *T. bancanus* hat (HARISSON 1962) ist ungeklärt; da es bislang hierfür noch keine neuen Indizien gibt, soll es an dieser Stelle nicht erneut diskutiert werden.

Die Muster der Papillarleisten von *T. bancanus* sind an den Ballen von Hand und Fuß tatsächlich recht unkompliziert, wie es SCHLAGINHAUFEN (1905), MIDLO und CUMMINS (1943), HILL (1955) und BIEGERT (1959) anhand geringeren Materials berichteten. Abweichend von dieser generellen Feststellung verhält sich lediglich der Hypothenar der Hand (Abb. 7) mit wesentlich höherer P.I. Darüber hinaus fällt bei diesen Ergebnissen auf, daß die Musterausbildung mit der Einwirkung von Kräften auf die betreffende Haut zusammenhängt. Vorherrschende Druckkräfte scheinen mit höheren Musterintensitäten, allgemein ausgedrückt also mit zweidimensional runderen Bildern, in höherem Maße gekoppelt zu sein, als mit eher parallel geraden, also offenen Systemen.

Solche offenen Systeme aber finden sich sehr regelmäßig an Hautflächen von Ballen, die — zumindest relativ — höheren Scherkräften ausgesetzt sein müssen. Es tritt aber noch ein weiteres System auf, nämlich das von V-förmigen, profilartigen Mustern, was nahelegt, daß die Haut bei bestimmten, durch Kräfte hervorgerufenen Reizkonstellationen auf solche Reize hin im Verlauf der Generationen bestimmte Muster ausbildet. Die Ausbildung eines V-Profils betrifft sowohl die Vorder- als auch die Hinterextremität und auch den Schwanz, wodurch ein übergeordneter, allgemeinerer Mechanismus wahrscheinlich wird. Er würde bewirken, daß auf ähnliche Reize dieser Art auch ähnliche Muster resultieren. Welche Rolle hierbei der ontogenetische Einfluß spielt, ist leicht abzuschätzen, indem man bemerkt, daß die Papillarleistenmuster der normalerweise vorhandenen Ballen bei der Geburt völlig ausgebildet sind, während die maßgeblichen Kräfte im Zusammenhang mit der Funktion im Positions- und Lokomotionsverhalten dort erst wesentlich später auftreten.

HILL (1962) beschreibt V-förmige Muster von Papillarleisten an den Greifschwänzen von *Alouatta*, *Lagothrix* und *Ateles*. STARCK (1974) ergänzt diese Liste durch Anführung von *Brachyteles* und gibt eine Abbildung der Leistenhaut an der Tast-Greiffläche des Schwanzes von *Alouatta seniculus*. Der Schwanz dieser Neuweltaffen wird als zusätzliches Halteorgan benutzt, indem sowohl starke scherende als auch Druckkräfte auf die Schwanzhaut einwirken. Beim Einsatz als hochempfindliches Tast- und Greiforgan (*Ateles* kann z. B. blind mit dem Schwanz Erdnüsse auflesen!) treten relativ verschwindend kleine Kräfte auf, die von geringerer Bedeutung für die Musterbildung sein dürften.

Die scherenden Kräfte des auf dem Schwanz sitzenden *Tarsius* wirken proximal,

jene der am Schwanze hängenden Neuweltaffen distal. Der durch die Leisten gebildete Winkel öffnet sich in beiden Fällen in Richtung der scherenden Kraft, die weder bei *Tarsius* noch bei den Greifschwanzaffen umkehrbar ist. Daraus ließe sich die These ableiten, daß sich V-förmige Leistenmuster ausbilden, wenn auf die Haut wirkende scherende Kräfte regelmäßig nur eine Richtung haben. Dieses Prinzip steht jedoch im Widerspruch zu den Verhältnissen an den Beugeseiten der Finger von *Tarsius*. Hier wirken Scherkräfte distal, während sich der Winkel proximal öffnet. *Callicebus, Aotes* und *Saimiri* haben nach Hill (1960) an den gleichen Stellen der Finger ähnliche, gleich gerichtete Muster wie *Tarsius;* bei den letztgenannten Gattungen sind die dort auf die Haut einwirkenden Kräft jedoch bisher noch nicht untersucht worden.

Nun sagt Biegert (1959): „Der Vergleich der Musterintensitäten der Ballen der Palma und Planta bei *Galago* und *Tarsius* zeigt uns, . . ., daß kein engerer Zusammenhang zur phylogenetischen Entwicklung der Fortbewegungsweise und der Entwicklung der übrigen Strukturen der Chiridia besteht.“ Er begründet dies unter anderem mit den unterschiedlichen Intensitäten der Papillarleistenmuster, die bei den Galagidae im Durchschnitt den Verhältnissen bei *Tupaia* unter allen Familien der Halbaffen am nächsten kommen. Dies steht — in Übereinstimmung mit Biegert — in krassem Gegensatz zu den Beobachtungen bei *Tarsius* mit seinen durchschnittlich äußerst niedrigen P.I. Seit der Arbeit von Biegert haben wir aber über das Verhalten von Galagos und Tarsier neue, genauere Kenntnisse; mit diesem Wissen bemerkt man sofort den hier wichtigen, eklatanten Unterschied. Die Galagiden (— vielleicht mit der Ausnahme von *G. alleni* —) sitzen in Ruhe eben nicht oder zumindest nur selten an senkrechten Stämmen. Neben der Lokomotion, von der Biegert spricht, kann das Positionsverhalten aber von maßgeblicher Bedeutung innerhalb der phylogenetischen Ausbildung von Papillarleistenmustern sein (vgl. in anderem Bezug: Morbeck, im Druck; Rose, im Druck). Ferner kann man sehen, daß zumindest *G. crassicaudatus* und *G. demidovii* in ihrem natürlichen Biotop im Geäst leben, und daß sie sich dort zu einem erheblichen Prozentsatz quadruped fortbewegen, obwohl sie natürlich springen können und zweifellos eine starke Spezialisation dafür besitzen. Wenn man diesen Tieren ein der Natur entsprechendes Substrat, also Geäst mit vielen schrägen Zweigen, bietet, dann ziehen sie in einer Vielzahl der Fälle die quadrupede Fortbewegungsweise dem bipeden Sprung vor.

*T. bancanus* hingegen lebt in einem Habitat, in dem er zumeist springen muß, um horizontale Distanzen zu überwinden. Hat diese Tierart die Wahl, so zieht sie die biped springende Lokomotion mit über 95 % Wahrscheinlichkeit vor. Genauere Angaben zu den Beziehungen zwischen dem Springverhalten und der anatomischen kausalen Korrelaten geben Preuschoft et al. (im Druck). In der Phylogenese erfolgt die Selektion nicht an der Struktur, sondern an ihrer Funktion: es wird ein Funktionsdefizit ausgemerzt und nicht eine Form. Dies bedeutet, daß es eine funktionsunabhängige Phylogenese von Merkmalen, wie Biegert sie in diesem Fall vermutet, ganz allgemein nicht gibt. Die einzige Ausnahme wäre, daß das morphologische Substrat keine Funktion habe.

Nun sagt Ax (1976) bei der Diskussion von Entscheidungsprozessen der phylogenetischen Systematik: „Es gibt . . . eine Fülle von Merkmalen ohne Beziehung zu einem bestimmten Milieu; Merkmale, die als Nebenprodukte pleiotroper Genmanifestation offenbar keiner unmittelbaren selektiven Kontrolle unterliegen.“ Der von ihm aus seinen Überlegungen gezogene Schluß, daß die „Lesrichtung“ phylogenetischer Transformationsreihen auch ohne die Kenntnis des adaptiven Wertes möglich sei, ist sicher richtig. Logisch notwendig ist aber auch die Einschränkung im Titel seiner Arbeit, wo er von „Merkmalen ohne erkennbaren Anpassungswert“ spricht. Bei den Mustern der Papillarleisten haben wir aber gesehen, daß eine Funktions-

losigkeit der Muster zumindest bei *Tarsius* nicht gegeben ist. Da die Stammesgeschichte der Papillarleisten und ihrer Muster sich aber nur an ihrer Funktion orientieren kann, sind auftretende Kräfte und Faktoren der Haft- und Gleitreibung die ersten zu berücksichtigenden Parameter der Selektion.

Damit zusammenhängend müssen wir den Verlauf der Hauptrichtungen der Muster diskutieren. Bei den Hautarealen mit den relativ größten Anteilen von scherenden Kräften, nämlich den Nagelballen und den distalen Ballen von Hand und Fuß, kamen die häufigsten streng parallelen Anordnungen der Papillarleisten in Richtung der tangentialen Vektoren vor. Dies entspricht übrigens der Ausrichtung von kollagenen Fasern auf Zugkräfte außerhalb des mechanisch durch die Haut beeinflußten Bereiches (Ligamente, Faszien u. a.), während zum Beispiel bei der Aponeurosis apicalis, bei der wir ja auch die Belastung durch Zugkräfte konstatiert haben, die Fibrozyten und Fasern in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Elsdale und Wasoff (1976), senkrecht zu den Papillarleisten, also in Richtung der Kräfte verlaufen.

Im Gegensatz dazu erzeugt Druck auf einen Hautballen Kräftevektoren, die radial vom Zentrum der kreisähnlichen Berührungsfläche fortweisen. Die hier häufiger in runden Mustern verlaufenden Papillarleisten würden also in diesem Falle senkrecht zur auftretenden Kraft verlaufen, die Fibrozyten der Haut konsequenterweise wieder senkrecht zu den Leisten also in Richtung der Kraft. Betrachtet man ähnlich radial wirkende Kräfte im Körper in vergleichbaren Situationen außerhalb des Einflußbereiches der Haut (z. B. in den Disci intervertebrales), dann stehen die Kräftevektoren natürlich ebenfalls radial; die Fibrozyten und Kollagenfasern ordnen sich aber im Gegensatz zu den Verhältnissen bei der Haut senkrecht zu ihnen, nämlich konzentrisch an. Dies ist wiederum ähnlich den Papillarleistenmustern bei Kompressionseinwirkung. Hier jedoch stehen die Fibrozyten ebenfalls senkrecht auf den Papillarleisten, also radial gerichtet. Es wäre demnach zu klären, welches Wirkungsgefüge hinter dem beschriebenen Verhalten der Ausrichtung in Beziehung zur Differentiation steckt.

Eine andere Frage zur Biomechanik war die nach der Verankerung der Epidermis im Corium. Es fällt auf, daß die in Abb. 10 gezeigte, durch seitliche Scherkräfte hervorgerufene Verformung des Ballens die belasteten Papillarleisten und Epidermiskämme etwa senkrecht zur berührenden Oberfläche stellt, und daß auf diese Weise eine optimale Verankerung der Oberhautstrukturen für solche Beanspruchungen erreicht wird. Für die in Richtung der Finger wirkenden Scherkräfte, zum Beispiel beim Klettern (vgl. Abb. 5) scheint diese Form der Einbettung in das Corium nicht von Nachteil zu sein. Später im Text hatten wir festgestellt, daß die hier vorgefundene Art der Anheftung der Epidermis gleich ist wie an proximaleren Fingerabschnitten, obwohl dort andere Papillarleistenmuster anzutreffen sind, nämlich in dem oben beschriebenen V-förmigen Profil. Es besteht also bei beiden Hautarealen ein gemeinsames Verankerungsprinzip, das verdeutlicht, in welch hohem Maße sich die Strukturen und die durch sie geleistete Funktion bis in solche Feinheiten hinein entsprechen. Gleichzeitig entsprechen sich auch die Ausrichtungen der Coriumwälle zur Hautoberfläche und die Papillarleistenmuster. Dies bietet einen weiteren Hinweis dafür, daß die Musterbildungen Ausdruck einer Funktion sind und auch phylogenetisch so betrachtet werden müssen. Das hier analysierte phylogenetische System könnte im Prinzip zumindest für alle Primaten und damit auch für den Menschen zutreffen.

Die enge Verzahnung der Anatomie eines Tieres mit dem Verhalten einerseits und der ökologischen Einnischung andererseits läßt sich also bis in Einzelheiten der Hautstruktur hinein verfolgen. Bei *Tarsius* hat Niemitz (1977 u. im Druck) an verschiedenen anderen Maßen nicht nur der Extremitäten verschiedene Regelhaftigkeit dieser gegenseitigen Abhängigkeit durch Vergleiche der drei rezenten Arten festgestellt:

1. Die Selektion wirkt — durch die ethologische und ökologische Funktion — auf das absolute Maß (z. B. längeres Bein bei der stärker an springende Fortbewegung adaptierten Art).
2. Die Selektion wirkt auf die Variabilität (z. B. kleinere relative Standardabweichungen der Hinterextremitätenmaße bei der stärker für das Springen spezialisierten Art).
3. Die Selektion wirkt — zum Teil hierdurch — auf die Proportionen innerhalb von Funktionseinheiten (z. B. beim größeren Spezialisten bessere Korrelation zwischen den Maßen der Hinterextremität als Funktionseinheit für die springende Fortbewegung; schlechtere Korrelationen bei der nicht so stark spezialisierten Art).
4. Die Selektion wirkt auf die Relation von Proportionen (z. B. gute Korrelate zwischen Oberarmlänge und Unterarmlänge, ebenso gute Korrelate zwischen Oberschenkel- und Unterschenkellänge, gleichzeitig schlechtere Korrelate zwischen funktionell weniger verknüpften Maßen derselben Tiere, beispielsweise Oberarm und Fußwurzel).
5. Die Selektion wirkt auf das absolute Maß auch bei sich ändernder Funktion der anatomischen Struktur (z. B.: die Hand des neugeborenen *Tarsius* hat die Funktion, das Jungtier im Fell der Mutter festzuhalten. Anatomisch äußert sich das im großen pränatalen Wachstum der Finger und früher Verknöcherung der Carpalia und Metacarpalia (Niemitz und Sprankel 1974). Erst viel später fangen die Tiere mit ihren Händen Beute: postnatal verlangsamen die Finger ihr Wachstum. Economischerweise (vgl. die Überlegungen zum „Ballast" bei Preuschoft, im Druck) wachsen die kurz nach der Geburt kaum benutzten Hinterextremitäten *prae partum* langsamer. Für die springende Fortbewegung müssen sie sich aber rapide entwickeln und wachsen danach wesentlich schneller als andere Körperteile).
6. Die Selektion wirkt auf die Proportionen, auch bei sich ändernder Funktion der anatomischen Struktur (die unter 4 genannten und andere Beispiele wurden bei heranwachsenden Tarsiern studiert).

Inwieweit diese für die Gattung *Tarsius* getroffenen Feststellungen im Tierreich oder zumindest bei den Primaten allgemeingültig sind, wird besonders im Hinblick auf die menschliche Stammesgeschichte verstärkt untersucht (z. B. Morbeck und Preuschoft, im Druck).

Bei der Durchsicht und Diskussion der vorhandenen Literatur über Papillarleistenmuster haben wir rein deskriptive Arbeiten gefunden, so zum Beispiel die detaillierten, präzisen Berichte von Brehme (1968, 1975). Daneben gibt es drei weitere, in dem hier dargestellten Problemkreis wichtige Aspekte. Zum einen wird die Funktion der Haut beschrieben, ohne daß die Haut selbst näherer Untersuchung unterzogen wird. So beschreibt Bishop (1962) den Einsatz der Hand u. a. in Lokomotion und Manipulation bei niederen Primaten. Er geht auch darauf ein, welche Hautareale das Substrat berühren, beschreibt aber nicht die Haut selbst. Zum anderen gibt es den genetischen Ansatz (z. B. de Wilde 1960, 1967), oftmals mit erheblichem rechnerischen Aufwand (Knussmann 1967; de Wilde 1975). Zum Teil hiermit verquickt, aber auch ohne genetische Betrachtungsweisen, finden sich drittens pathologische Arbeiten, von denen hier nur Hirsch (1967), Alter (1967), Wertelecki et al. (1973) und Brehme und Schröter (1967) stellvertretend zitiert sein mögen.

Alle vier Annäherungen an das Problem der Stammesgeschichte der Papillarleistenmuster (Anatomie, Ethologie, Genetik, Pathologie) liefern wertvolle Beiträge. Bisher fehlen jedoch weitgehend Studien, die sich mit der Funktion der Muster von Papillarleisten befassen und mit ihrer über die mechanischen Eigenschaften wirkenden Selektion.

## Danksagung

Bei Herrn Prof. Dr. H. Sprankel (Neurologisches Zentrum der Universität Gießen) bedanke ich mich für die Überlassung seiner histologischen Präparate und seines Fotomikroskops. Frau Dipl.-Bio. G. Klauer sei Dank für einige der Fotos, Frau I. Schröder für Nahaufnahmen und Reproduktionen. Ich bedanke mich bei Herrn Prof. Dr. H.-J. Kuhn (Anatomisches Institut der Universität Göttingen) herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, Herrn E. v. Bischoffshausen für die zeichnerischen Arbeiten und Frau H. Somnitz für die Reinschrift des Textes. Die Sammlung des Materials erfolgte auf einer von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanzierten Expedition (Az. Sp 28/6—10), wofür ich mich ebenfalls bedanke.

## Zusammenfassung

Einleitend werden die Richtungen und die relativen Größen der auf die Hand und den Fuß von *Tarsius bancanus* wirkenden Kräfte besprochen. Hierbei werden die verschiedenen Vektoren analysiert, die im Positions- und im Lokomotionsverhalten auf die Haut wirken. Die äußere Anatomie der Volarhaut der Palma und Planta wird beschrieben. In diesem Zusammenhang werden untersucht: die Größe der Auflagefläche des Ballens, seine Musterintensität und die hauptsächliche Verlaufsrichtung der Papillarleisten, die Musterbildung auf der Beugeseite der Finger und der Nagelballen. Ferner werden die Musterintensitäten rechter und linker Hände und Füße verglichen. Es wird darauf hingewiesen, daß jene Hautpartien, die eher Scherenkräften mit einer dominierenden Richtung unterworfen sind, mehr dazu neigen, V-förmige Profile oder gerade, offene Felder in Richtung der Kraft auszubilden. Hautgebiete, auf die relativ mehr kompressive Kräfte wirken, weisen eher rundere, komplexere Formen auf. Bei den histologischen Untersuchungen werden die Verankerungen der Epidermis im Corium beschrieben und mechanisch interpretiert. Das Relief der Papillarleisten, die Dichte der Leisten pro mm und der Besatz an Schweißdrüsen wird untersucht. In den Nagelballen wird eine kräftige, sehnige Masse gefunden, die an der Phalanx distalis entspringt und die gesamte dorsale Haut des Nagelballens am Knochen fixiert; diese Struktur wird Aponeurosis apicalis genannt. Aus den Befunden wird gefolgert, daß die Muster der Papillarleisten bei *Tarsius bancanus* einer recht scharf definierbaren Funktion entsprechen. Da die Übereinstimmung von Form und Funktion nur über die Selektion erreicht werden kann, wird die Phylogenese der Papillarleistenmuster, des Reliefs, des Profils und der Verankerung der Epidermis im Corium bei *T. bancanus* abhängig sein vor allem vom Positions- und Lokomotionsverhalten. Es wird diskutiert, ob hier ein allgemeines Prinzip der Stammesgeschichte von Papillarleistenmustern vorliegt.

## Summary

*Functional anatomy of the papillary ridges and their patterns in Tarsius bancanus borneanus Horsfield, 1821*

The direction and size of the vectors, which exert forces onto the various parts of the palmar and plantar skin, are examined in *T. bancanus*. Those forces, which exert effects onto the skin in positional and locomotor behaviour are analysed. The outward anatomy of the volar skin of palma and plantar is described. In this context the following items have been studied: the size of the area of each pad touching the substrate, the pattern intensity P.I. of its dermatoglyphics, the pattern of the flexor aspects of the fingers and of the pads at the tips of the fingers and toes. Moreover the P.I. of the pads at the right and left hand sides are described. Those areas, which are submitted to shearing forces, tend to develop V-shaped profiles or parallel ridges in the direction of the force, whereas areas, which are exposed more to compressive forces, tend to show rather round and more complex patterns.

In the histological part of the study the ways of attachment of the epidermis in the corium are described and interpreted mechanically. The relief of the papillary ridges, the density of ridges per mm and the endowment with sweat gland are studied. In the digital pads a massive collagenous matter was found attaching the whole dorsal skin of the pad to the bone of the distal phalanx; we call this structur the Aponeurosis apicalis. It is concluded from the findings described that the patterns of the papillary ridges in *T. bancanus* correspond to a rather precisely describable function. The phylogeny of the patterns of the dermatoglyphics, their relief, the profiles and the attachment of the epidermis to the corium are mainly dependent on the positional and locomotor behaviour, since this correspondence of form and function can only be achieved by means of selection. It is discussed, wether these findings represent a general principle of the phylogeny of dermatoglyphics.

## Literatur

Alter, M. (1967): Dermatoglyphics in Phenylketonuria. Humangenetik **4**, 23—28.

Ax, P. (1976): Entscheidungsprozesse der phylogenetischen Systematik bei Merkmalen ohne erkennbaren Anpassungswert. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976, 227. Stuttgart.

Andrew, R. J.; Klopman, R. B. (1974): Urine-washing: comparative notes. In: Prosimian biology. Ed. by Martin, R. D.; Doyle, G. A.; Walker, A. C. 303—312. London.

Biegert, J. (1959): Die Ballen, Leisten, Furchen und Nägel von Hand und Fuß der Halbaffen. Z. Morph. Anthrop. **49**, 316—409.

Bishop, A. (1962): Control of the hand in lower primates. Ann. N.Y. Acad. Sci. **102**, 316—337.

Brehme, H. (1967): Über das Hautleistensystem der Palma und Planta von sechs Arten der asiatischen Schlankaffen *(Presbytis)*. Z. Morph. Anthrop. **59**, 109—145.

— (1968): Zur Variabilität des Hautleistensystems der Meerkatzen *(Cercopithecus)* und der Husarenaffen *(Erythrocebus patas)*. Folia primat. **9**, 41—67.

— (1975): Epidermal patterns of the hand and feet of the Pygmy Chimpanzee *(Pan paniscus)*. Am. J. Phys. Anthrop. **42**, 255—262.

Brehme, H.; Schröter, R. (1967): Hautleistenbefunde von 15 Patienten mit Russel-Silver-Syndrom. Humangenetik **5**, 28—35.

Burmeister, H. (1846): Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung *Tarsius*. Berlin.

Day, M. H.; Iliffe, S. R. (1975): The contrahens muscle layer in *Tarsius*. Folia primat. **24**, 241—249.

Doyle, G. A. (1974): Behavior of prosimians. In: Behavior of nonhuman primates. Ed. by Schrier, A. M.; Stollnitz, F. Vol. 5. New York.

Duckworth, W. H. L. (1915): Morphology and anthropology. 2. Aufl. Cambridge.

Elsdale, T.; Wasoff, F. (1976): Fibroblast cultures and dermatoglyphics: The topology of two planar patterns. Wilhelm Roux's Archives Develop. Biol. **180**, 121—147.

Harrisson, B. (1962): Getting to know about *Tarsius*. Malay. Nat. J. **16**, 197—204.

Hill, W. C. O. (1953): Caudal cutaneous specialisations in *Tarsius*. Proc. Zool. Soc. Lond. **123**, 17—26.

— (1955): Primates. Vol. 2: Haplorhini, Tarsoidea. Edinburgh.

— (1960): Primates. Vol. 4: Cebidae, Part A. Edinburgh.

— (1962): Primates. Vol. 5: Cebidae, Part B. Edinburgh.

Hirsch, W. (Hrsg.) (1967): Hautleisten und Krankheiten. Berlin.

Kiesel, U. (1968): Vergleichend-morphologische und histologische Untersuchungen am Integument des Schwanzes von *Tarsius syrichta* (L., 1758) und *Tarsius bancanus* Horsfield 1821. Folia primat. **9**, 182—215.

Klauer, G. (1976): Zum Bau und zur Innervation des Nasenspiegels von *Tupaia glis* (Diard 1820). Dipl.-Arb., Justus-Liebig-Univ., Gießen.

Knussmann, R. (1967): Interkorrelationen im Hautleistensystem des Menschen und ihre faktorenanalytische Auswertung. Humangenetik **4**, 221—243.

Lullies, H.; Trincker, D. (1974): Taschenbuch der Physiologie. Bd. I: Vegetative Physiologie. Stuttgart.

Midlo, C.; Cummins, H. (1943): Palmar und plantar dermatoglyphics in primates. Amer. Anat. Mus. **20**, 1—198.

Montagna, W.; Jeung, S. Y. (1962): The skin of primates. VII The skin of the Great Bushbaby *(Galago crassicaudatus)*. Am. J. Phys. Anthrop. **20**, 149—166.

Morbeck, M. E.: Forelimb use and positional adaptation in *Colobus quereza:* Integration of behavioral, ecological and anatomical data. In: Proceedings of the Wenner Green Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Niemitz, C. (1974): A contribution to the postnatal behavioural development of *Tarsius bancanus* Horsfield 1821, studied in two cases. Folia primat. **21**, 250—276.

— (1976): Results of a field study on the Western Tarsier *(Tarsius bancanus)*. Sarawak Mus. J. (im Druck).

— (1977 a): Outline on the behavior of *Tarsius bancanus*. In: The study of prosimian behavior. Ed. by Doyle, G. A.; Martin, R. D., New York (im Druck).

— (1977 b): Zur Funktionsmorphologie und Biometrie der Gattung *Tarsius* Storr, 1780. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg (im Druck).

— Relationship between anatomy, ecology and behavior. A model developed in the genus *Tarsius*, with thoughts about phylogenetic mechanims and adaptive interactions. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by Morbeck, M. E.; Preuschoft, H. New York (im Druck).

Niemitz, C.; Niemitz, I. (1973): *Tarsius bancanus*. Tarsiidae, Prosimii: Lokomotion eines Jungtieres. Schwarz-weiß-Film, 16 mm, stumm, 9 min (unpubl.).

NIEMITZ, C.; SPRANKEL, H. (1974): Frühe postnatale Ossifikation bei *Tarsius bancanus* Horsfield (1821) (Primates) und ihr Bezug zur Nestflüchter-Nesthocker-Hypothese. Z. Morph. Tiere **79**, 155—163.

PREUSCHOFT, H.: Motor behavior and shape of the locomotor apparatus. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by MORBECK, M. E.; PREUSCHOFT, H. New York (im Druck).

PREUSCHOFT, H.; FRITZ, M.; NIEMITZ, C.: Motor behavior and shape of the locomotor apparatus. New aspects and data. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by MORBECK, M. E.; PREUSCHOFT, H. New York (im Druck).

ROSE, M. D.: Positional behavior of natural populations: Some quantitative results of a field study of *Colobus guereza* and *Cercopithecus aethiops*. In: Proceedings of the Wenner Gren Symposium No. 71 in Burg Wartenstein. Ed. by MORBECK, M. E.; PREUSCHOFT, H. New York (im Druck).

SCHLAGINHAUFEN, O. (1905): Das Hautleistensystem der Primatenplanta unter Mitberücksichtigung der Palma. Gegenbaurs Morph. Jb. **34**, 577—671.

SIMON, E. (1951): Das Ineinandergreifen von Oberhaut und Lederhaut am Nasenspiegel bei verschiedenen Tieren. Z. Anat. Entwickl.-Gesch., **116**, 52—66.

SPRANKEL, H. (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. Folia primat. **3**, 153—188.

STARCK, D. (1974): Die Stellung der Hominiden im Rahmen der Säugetiere. In: Die Evolution der Organismen. Bd. III. 3. Aufl., 1—131. Hrsg. von HEBERER, G. Stuttgart.

WERTELECKI, W.; PLATO, C. C.; FRUMENI, J. F.; NISWANDER, J. D. (1973): Dermatoglyphics in leukemia. Pediat. Res. **7**, 620—626.

WILDE, A. G. DE (1960): Über die Beziehungen zwischen Blutgruppen und Fingerbeerenmustern. Z. Morph. Anthrop. **51**, 89—102.

— (1967): Analyse der hypothetischen Polygenie des Hautleistensystems. In: Hautleisten und Krankheiten. Hrsg. von HIRSCH, W. Berlin.

— (1975): Allgemeine biologische Gesetzmäßigkeiten in der Fingerbeerenmusterverteilung. Verh. Ges. Anthrop. Humangenetik. Stuttgart.

WOOLLARD, H. H. (1925): The anatomy of *Tarsius spectrum*. Proc. Zool. Soc. Lond. **70**, 1071—1184.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. CARSTEN NIEMITZ, Anatomisches Institut der Universität, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen

# Zur Ernährung des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (Linné, 1758) im offenen Kulturland

Von H. Matejka, P. Röben und Eva Schröder

*Eingang des Ms. 4. 2. 1977*

## Einleitung

Unter den einheimischen Raubtierarten ist der Rotfuchs als ausgeprägter Generalist einzustufen. Seine Beuteliste umfaßt ein ungewöhnlich breites Spektrum, das weitgehend von der Verfügbarkeit der einzelnen Nahrungskomponenten bestimmt wird, insbesondere bezüglich der Häufigkeit der Erbeutung.

Andererseits wird nicht selten „stetige schärfste Bejagung" (Spittler 1972) gefordert, um einen „bejagbaren Niederwildbesatz heranzuhegen". Dieser so implizierte gravierende Einfluß des Rotfuchses auf die Bestände von Feldhase, Rebhuhn und Fasan erschien schon aufgrund der Tatsache zweifelhaft, daß Ernährungsgeneralisten grundsätzlich mit möglichst geringem Aufwand jagen, da sie, anders als Spezialisten, auf die Erbeutung einer bestimmten Nahrungsart nicht angewiesen sind.

Ziel dieser Untersuchung war daher, anhand einer Nahrungsanalyse des Rotfuchses die Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Beutekomponenten in einem Lebensraum nachzuprüfen, der den Vorzugsbiotop der oben erwähnten „Niederwild"-Arten Feldhase, Rebhuhn und Fasan darstellt. Außerdem werden Jahresjagdstrecken von Fuchs, Feldhase und Rebhuhn auf mögliche Beziehungen geprüft.

## Untersuchungsgebiet

Die Probeflächen der Untersuchung liegen im Rheintalgraben westlich Heidelberg und im südöstlich anschließenden Hügelland (Abb. 1). Sie wurden so ausgewählt, daß die Nahrungsreviere der bei der Bearbeitung erfaßten Rotfüchse in vollkommen oder weitgehend waldfreiem, offenem Feldgelände lagen. Daß diese Bedingung erfüllt war, zeigte sich bei der Auswertung des Untersuchungsmaterials an der Zusammensetzung der Nahrung.

## Material und Methode

Zur Analyse der Nahrungskomponenten standen insgesamt 329 Proben zur Verfügung, die in der Zeit zwischen 16. Januar und 22. Oktober 1975 gesammelt wurden. Dabei handelte es sich fast ausschließlich um Kotproben, nur in einigen wenigen Fällen um Fraßreste, die eindeutig dem Rotfuchs zuzuordnen waren.

Zur Identifikation der aus den Kotproben gewonnenen Beutereste, insbesondere der Skeletteile und Haare von Säugetieren, stand eine umfangreiche Vergleichssammlung zur Verfügung, die in nahezu jedem Fall eine Bestimmung bis zur Art ermöglichte. Aus dem weniger umfassenden Vergleichsmaterial an Vögeln, besonders aus der Schwierigkeit der Zuordnung von Dunenfedern, resultiert der relativ hohe Anteil unbestimmter Vogelarten. Anhand von Vergleichssammlungen konnten auch die in den Kotproben erhaltenen Insektenreste sowie das pflanzliche Material genauer identifiziert werden.

Zur Bestimmung von Haaren und Federn wurden weiterhin u. a. die Angaben bei Day (1966), März (1972) und Wildman (1954) herangezogen.

Zur Gewinnung der Proben wurden in regelmäßigen Abständen dieselben Strecken im Untersuchungsgebiet abgegangen. Hierdurch wurde eine ausreichend sichere Datierung des gesammelten Materials gewährleistet und ein Vergleich zwischen der Winter-/Frühjahrs- und Sommer-/Herbst-Nahrung des Fuchses ermöglicht.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 347—357

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

## Ergebnisse

Während eine quantitative Beschreibung der Nahrungszusammensetzung des Rotfuchses aus der Auswertung der gesammelten Proben nicht möglich wird, lassen sich jedoch Aussagen über die Häufigkeit des Auftretens einzelner Beutekomponenten machen. Es werden daher in Tab. 1 und Abb. 2 stets die Anzahl der Proben aufge-

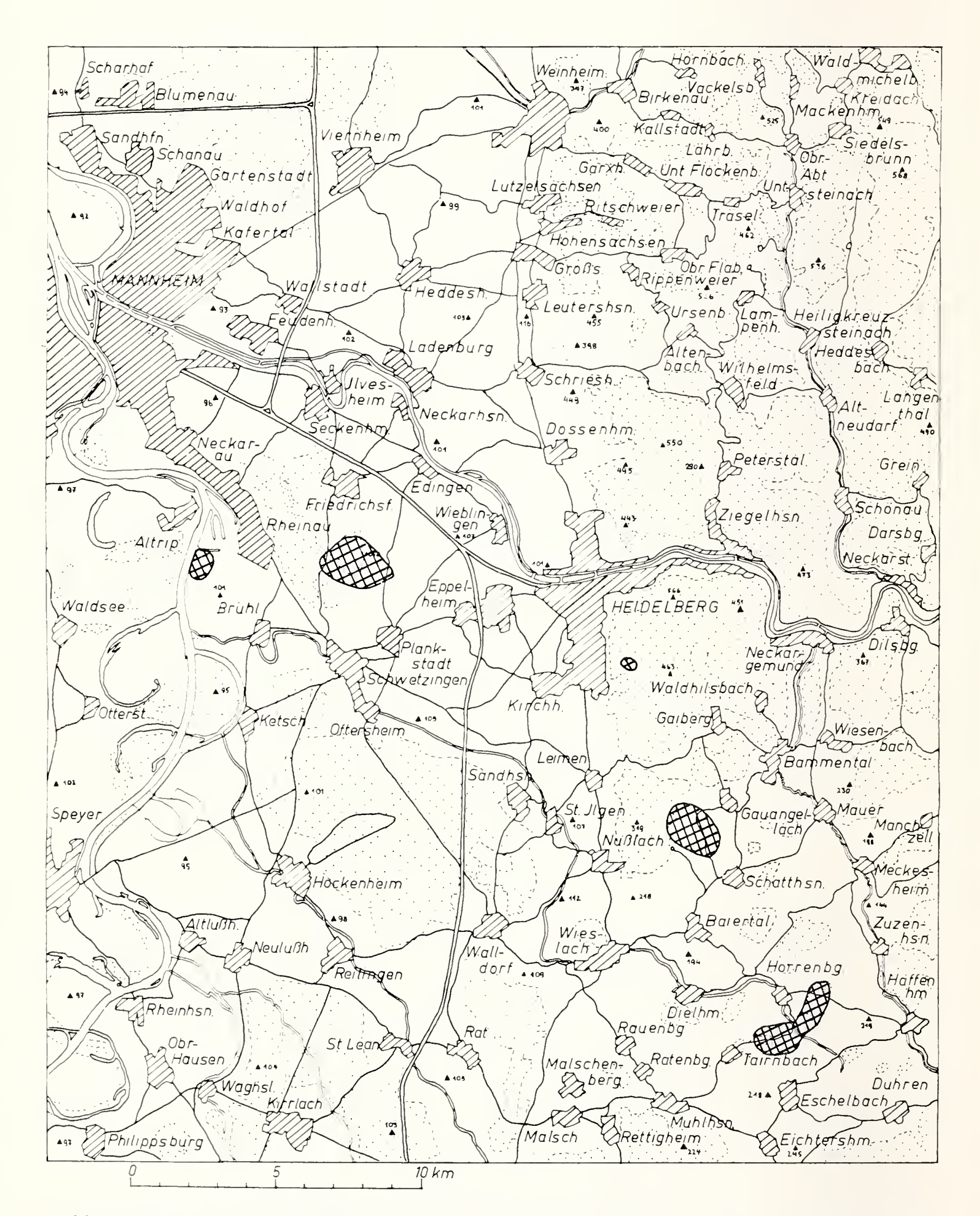



*Abb. 1.* Die Untersuchungsflächen (doppelt schraffiert). Schraffiert: Siedlungsgebiete; gepunktet: Wald; ohne Signatur: landwirtschaftlich genutzte Flächen

führt, in denen eine bestimmte Nahrungskomponente nachgewiesen wurde. Auf diese Weise kann die Frequenz der verschiedenen Beuteobjekte bei der Nahrungswahl (Beutefrequenz) des Rotfuchses klar dargestellt werden.

Bemerkenswert ist das häufige Auftreten pflanzlicher Nahrungsbestandteile, insbesondere im Sommer und Herbst; 65 % der Proben enthielten derartige Komponenten, wovon wiederum über 90 % auf Obst entfallen. Diese Anteile gliedern sich wie

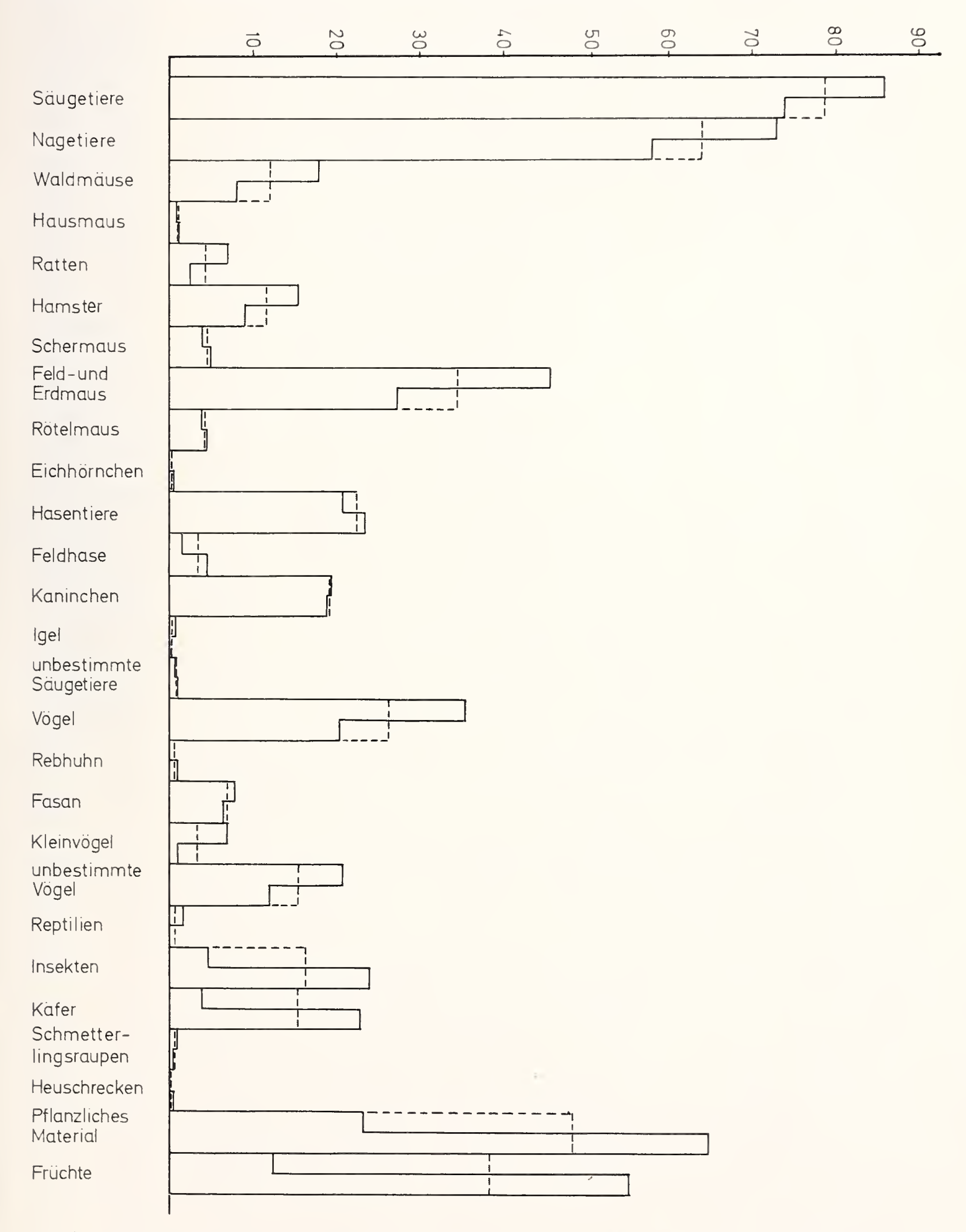



*Abb. 2.* Auftreten bestimmter Nahrungskomponenten in % der untersuchten Proben. Linke Hälfte der Säulen: Winter/Frühjahr; rechte Hälfte: Sommer/Herbst; unterbrochene Linie: Jahresdurchschnitt

*Tabelle 1*

**Häufigkeit des Auftretens verschiedener Nahrungskomponenten beim Rotfuchs („Beutefrequenz")**

Sammeldaten: 16. 1. — 2. 5. 1975 (129 Proben) und 22. 7. — 22. 10. 1975 (200 Proben)

| nachgewiesen in | Winter/Frühjahr n Proben | Winter/Frühjahr % der Proben | Sommer/Herbst n Proben | Sommer/Herbst % der Proben | Jahresdurchschnitt % aller Proben (=329) |
|---|---|---|---|---|---|
| Säugetiere (Mammalia) | 111 | 86,0 | 148 | 74,0 | 78,7 |
| Nagetiere (Rodentia) | 94 | 72,9 | 116 | 58,0 | 63,8 |
| Waldmäuse *(Apodemus)* | 23 | 17,8 | 16 | 8,0 | 11,9 |
| Hausmaus *(Mus musculus)* | 1 | 0,8 | 2 | 1,0 | 0,9 |
| Ratten *(Rattus)* | 9 | 7,0 | 5 | 2,5 | 4,3 |
| Hamster *(Cricetus cricetus)* | 20 | 15,5 | 18 | 9,0 | 11,6 |
| Schermaus *(Arvicola terrestris)* | 5 | 3,9 | 10 | 5,0 | 4,6 |
| Feld- und Erdmaus *(Microtus)* | 59 | 45,7 | 55 | 27,5 | 34,7 |
| Rötelmaus *(Clethrionomys glareolus)* | 5 | 3,9 | 9 | 4,5 | 4,3 |
| Eichhörnchen *(Sciurus vulgaris)* | — | — | 1 | 0,5 | 0,3 |
| Hasentiere (Lagomorpha) | 27 | 20,9 | 47 | 23,5 | 22,5 |
| Feldhase *(Lepus europaeus)* | 2 | 1,6 | 9 | 4,5 | 3,3 |
| Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus)* | 25 | 19,4 | 38 | 19,0 | 19,2 |
| Igel *(Erinaceus europaeus)* | 1 | 0,8 | — | — | 0,3 |
| unbestimmte Säugetiere | 1 | 0,8 | 2 | 1,0 | 0,9 |
| Vögel (Aves) (): davon Eier | 46 (4) | 35,7 | 41 (13) | 20,5 | 26,4 |
| Rebhuhn *(Perdix perdix)* | — | — | 2 | 1,0 | 0,6 |
| Fasan *(Phasianus colchicus)* | 10 (3) | 7,8 | 13 (6) | 6,5 | 7,0 |
| Kleinvögel | 9 | 7,0 | 2 | 1,0 | 3,3 |
| unbestimmte Vögel | 27 (1) | 20,9 | 24 (7) | 12,0 | 15,5 |
| Reptilien *(Lacerta* sp.) | 2 | 1,6 | — | — | 0,6 |
| Insekten (Insecta) | 6 | 4,7 | 48 | 24,0 | 16,4 |
| Käfer | 5 | 3,9 | 46 | 23,0 | 15,5 |
| Schmetterlingsraupen | 1 | 0,8 | 1 | 0,5 | 0,6 |
| Heuschrecken | — | — | 1 | 0,5 | 0,3 |
| Pflanzliches Material | 30 | 23,3 | 130 | 65,0 | 48,6 |
| Früchte (Obst) | 16 | 12,4 | 111 | 55,5 | 38,6 |

*Tabelle 2*

**Prozentuale Veränderung der Jagdstrecken von Rotfuchs, Feldhase und Rebhuhn in den Jagdjahren 1960/61 bis 1971/72 gegenüber dem vorausgegangenen Jagdjahr im Regierungsbezirk Tübingen (Südwürtt.-Hohenzollern)**

Jagdjahr: 1. April — 31. März des darauffolgenden Jahres

Jagdjahr in % (Fuchs Rebhuhn/Feldhase)

| Kreis | 1961/62 Fuchs | 1961/62 Rebhuhn | 1961/62 Feldhase | 1962/63 Fuchs | 1962/63 Rebhuhn | 1962/63 Feldhase | 1963/64 Fuchs | 1963/64 Rebhuhn | 1963/64 Feldhase | 1964/65 Fuchs | 1964/65 Rebhuhn | 1964/65 Feldhase | 1965/66 Fuchs | 1965/66 Rebhuhn | 1965/66 Feldhase | 1966/67 Fuchs | 1966/67 Rebhuhn | 1966/67 Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Balingen | — 3 | + 28 | — 1 | — 22 | — 20 | — 7 | + 24 | — 45 | — 11 | + 4 | +105[1] | + 35 | — 37 | — 28 | — 7 | —36 | — 44 | + 52 |
| Biberach | + 16 | + 3 | + 24 | — 30 | — 18 | — 16 | + 27 | | — 9 | — 3 | | + 3 | — 37 | | ± 0[1] | — 24 | | + 42 |
| Calw | + 3 | + 29 | + 18 | — 14 | — 46[1] | — 16 | + 23 | — 38 | + 25 | — 46 | +112 | +100 | — 5 | — 30 | — 23 | — 31 | + 6 | + 18 |
| Ehingen | — 2 | + 68 | — 25 | — 23 | + 11 | — 13 | + 5 | — 42 | + 15 | — 24 | + 90 | + 6 | — 24 | — 6[1] | — 5 | — 64 | + 74 | + 53 |
| Freudenstadt | + 1 | + 85 | — 5 | — 15 | — 67 | — 8 | + 14 | — 45[1] | — 3 | — 37 | + 23 | + 7 | — 10 | — 11 | + 5 | — 32 | — 29 | — 34 |
| Hechingen | — 6 | + 38 | — 6 | — 19 | — 45 | — 27 | + 58 | — 46 | + 7 | — 18 | +129[1] | + 42 | — 60 | — 67 | — 39 | — 28 | + 26 | + 62 |
| Horb | — 12 | — 6 | — 5 | — 9 | — 40 | — 16 | + 18 | — 68[1] | — 4 | — 18 | +189 | + 66 | — 41 | — 54 | — 44 | — 30 | + 19 | + 42 |
| Münsingen | —877 | + 34 | + 33 | +546 | — 49 | — 32 | + 38 | — 71 | + 25 | — 30 | +133[1] | — 14 | — 36 | — 54 | +106 | — 49 | +500 | +118 |
| Ravensburg | + 9 | | + 1 | — 19 | + 13 | — 28 | + 25 | + 44 | + 10 | — 1 | +146 | + 10 | — 24 | — 25 | — 18 | + 3 | — 21[1] | — 17 |
| Reutlingen | + 2 | — 10 | — 15 | — 33 | — 1 | — 1 | + 28 | — 43 | — 30 | + 11 | +171[1] | +104 | — 66 | — 63 | + 20 | — 29 | + 35 | + 58 |
| Rottweil | — 16 | — 32 | — 5 | + 2 | + 32 | — 16 | + 36 | — 59 | + 9 | + 44 | +159[1] | + 31 | — 55 | + 11 | + 5 | — 46 | — 8 | — 1 |
| Saulgau | — 18 | — 31 | — 16 | — 22 | — 40 | — 36 | + 37 | — 9 | + 56 | + 24 | +133 | + 40 | — 43 | — 43[1] | — 39 | + 23 | + 16 | + 46 |
| Sigmaringen | — 8 | + 91 | — 23 | — 13 | — 47 | — 1 | + 41 | — 14 | + 9 | ± 0 | + 32[1] | + 13 | — 31 | — 16 | + 15 | — 35 | + 26 | + 45 |
| Tettnang | — 27 | | — 12 | — 4 | | — 23 | + 40 | | + 16 | + 4 | | ± 0 | — 53 | | — 22 | — 18 | | + 42 |
| Tübingen | + 2 | — 25 | — 14 | — 14 | — 12 | — 5 | + 31 | — 35[1] | — 9 | — 49 | + 82 | + 82 | — 50 | — 54 | — 36 | + 8 | + 31 | + 39 |
| Tuttlingen | + 10 | — 39 | — 12 | — 24 | — 28 | — 30 | + 55 | — 39 | + 22 | + 1 | + 69 | + 16 | — 29 | — 63[1] | + 5 | — 32 | — 25 | + 20 |
| Wangen | + 22 | | + 31 | + 3 | | + 3 | + 24 | | — 36 | — 15 | | — 4 | — 10 | | + 12 | + 9 | | + 3[1] |

| Kreis | 1967/68 Fuchs | 1967/68 Rebhuhn | 1967/68 Feldhase | 1968/69 Fuchs | 1968/69 Rebhuhn | 1968/69 Feldhase | 1969/70 Fuchs | 1969/70 Rebhuhn | 1969/70 Feldhase | 1970/71 Fuchs | 1970/71 Rebhuhn | 1970/71 Feldhase | 1971/72 Fuchs | 1971/72 Rebhuhn | 1971/72 Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Balingen | — 39 | +209 | + 16 | + 70 | + 64 | + 14 | + 48 | — 1 | — 9 | — 20 | — 59 | — 29 | + 31 | + 21 | + 3 |
| Biberach | — 60 | | + 26 | + 5 | +224 | + 44 | + 11 | — 21 | — 15 | + 5 | — 25 | — 9 | + 40 | + 51 | — 8 |
| Calw | + 44 | + 56 | — 11 | + 29 | — 6 | — 28 | + 58 | — 32 | — 19 | — 7 | — 31 | — 7 | + 28 | + 24 | + 6 |
| Ehingen | — 14 | + 69 | + 26 | + 39 | + 34 | — 4 | + 3 | — 16 | + 15 | — 28 | — 19 | — 5 | + 12 | + 64 | + 31 |
| Freudenstadt | + 20 | +235 | + 43 | + 3 | — 54 | — 42 | + 56 | — 58 | — 22 | + 51 | — 36 | + 24 | + 4 | — 43 | — 22 |
| Hechingen | — 6 | +122 | + 26 | + 63 | + 6 | + 11 | — 5 | + 7 | + 28 | + 3 | — 59 | — 23 | + 16 | + 39 | + 18 |
| Horb | — 47 | + 56 | ± 0 | + 30 | + 34 | — 9 | + 9 | — 24 | — 36 | + 17 | — 46 | + 10 | + 22 | + 11 | — 8 |
| Münsingen | + 3 | — 28 | — 35 | + 32 | +102 | + 12 | + 42 | +142 | + 40 | — 12 | — 35 | — 18 | — 45 | + 45 | — 4 |
| Ravensburg | — 48 | — 16 | + 23 | — 38 | + 25 | + 41 | — 27 | + 30 | + 17 | + 8 | + 38 | + 1 | — 2 | +111 | + 2 |
| Reutlingen | + 56 | — 27 | — 31 | + 2 | +156 | + 56 | + 3 | — 14 | — 6 | — 32 | — 9 | — 20 | — 12 | + 37 | + 11 |
| Rottweil | + 16 | + 11 | — 3 | + 38 | + 54 | + 33 | + 14 | — 20 | — 13 | + 28 | — 71 | — 28 | + 29 | — 19 | — 1 |
| Saulgau | — 65 | + 99 | — 87 | — 18 | + 42 | +1396 | + 1 | — 31 | — 19 | + 24 | — 24 | — 9 | — 8 | + 56 | + 37 |
| Sigmaringen | — 22 | + 89 | + 3 | — 32 | + 12 | + 43 | + 18 | + 28 | — 14 | + 25 | — 41 | — 21 | — 19 | + 52 | + 8 |
| Tettnang | — 3 | | — 13[1] | — 24 | | + 24 | — 44 | | — 5 | — 29 | | + 8 | + 11 | | + 18 |
| Tübingen | + 2 | + 45 | + 36 | + 46 | — 14 | — 8 | + 25 | — 18 | — 27 | + 14 | — 6 | — 8 | + 3 | + 44 | + 16 |
| Tuttlingen | — 49 | +222 | + 7 | — 37 | +179 | + 46 | + 42 | — 35 | + 14 | + 60 | — 79 | — 56 | + 28 | + 3 | — 22 |
| Wangen | — 39 | | — 8 | — 54 | | + 30 | — 2 | | + 6 | — 16 | | — 36 | + 51 | | + 24 |

[1] Ausbruch der Tollwut.

*Tabelle 3*

**Prozentuale Veränderung der Jagdstrecken von Rotfuchs, Feldhase und Rebhuhn in den Jagdjahren 1960/61 bis 1969/70 gegenüber dem vorausgegangenen Jagdjahr im Regierungsbezirk Freiburg (Südbaden)**

Die Daten nach 1970 waren wegen Beginn der Kreisreform nicht mehr vergleichbar

Jagdjahr in % (Fuchs, Rebhuhn/Feldhase)

| Kreis | 1961/62 Fuchs | 1961/62 Rebhuhn | 1961/62 Feldhase | 1962/63 Fuchs | 1962/63 Rebhuhn | 1962/63 Feldhase | 1963/64 Fuchs | 1963/64 Rebhuhn | 1963/64 Feldhase | 1964/65 Fuchs | 1964/65 Rebhuhn | 1964/65 Feldhase | 1965/66 Fuchs | 1965/66 Rebhuhn | 1965/66 Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bühl | − 2 | − 42 | − 18 | − 29 | − 57 | − 16 | + 23 | − 24 | − 7 | + 3 | + 79[1] | + 69 | + 27 | − 83 | − 58 |
| Donau-eschingen | + 25 | + 25 | − 14 | − 22 | − 32 | − 22 | + 23 | − 72 | − 12 | + 31 | + 43 | + 60 | − 32 | + 26[1] | − 23 |
| Emmendingen | − 3 | − 16 | + 2 | − 6 | − 52 | − 42 | + 59 | − 43 | + 21 | + 2 | + 68 | + 75 | − 49 | − 69 | − 60 |
| Freiburg | + 23 | + 31 | + 38 | − 15 | − 50 | − 43 | + 54 | − 32 | − 2 | + 15 | + 57 | + 75 | − 38 | − 68[1] | − 52 |
| Kehl | + 42 | − 57 | − 20 | − 1 | + 14 | − 28 | + 1 | − 35 | + 28 | + 52 | + 35 | + 34 | − 58 | − 71[1] | − 51 |
| Konstanz | − 10 | + 80 | + 9 | − 39 | + 4 | − 21 | + 49 | − 52 | + 32 | + 19 | + 78 | + 50 | − 43 | ± 0 | + 14 |
| Lahr | + 39 | − 26 | + 9 | − 7 | ± 0 | − 32 | + 40 | − 38 | + 5 | − 11 | + 25 | + 84 | − 31 | − 52[1] | − 40 |
| Lörrach | + 5 | + 26 | + 17 | − 16 | − 80 | − 32 | + 22 | − 44 | + 20 | + 21 | +300 | + 56 | − 37 | − 38 | − 24 |
| Müllheim | + 23 | + 13 | + 13 | − 6 | − 67 | − 43 | − 1 | − 33 | − 7 | + 41 | + 59 | + 55 | − 47 | − 73 | − 49 |
| Neustadt | + 23 | + 36 | + 7 | − 30 | − 31 | + 3 | + 35 | − 50 | − 27 | + 14 | +124 | + 43 | − 43 | + 26 | − 23 |
| Offenburg | + 15 | − 16 | − 13 | − 13 | − 29 | − 39 | + 6 | − 34 | + 36 | + 11 | + 34 | + 23 | − 38 | − 50[1] | − 46 |
| Rastatt | + 52 | + 17 | + 57 | − 4 | − 46 | − 58 | + 11 | − 18[1] | + 26 | + 1 | + 94 | +103 | − 51 | − 52 | − 51 |
| Säckingen | + 38 | ± 0 | +118 | − 23 | − 17 | − 15 | + 20 | + 60 | − 1 | − 2 | − 50 | + 17 | − 47 | − 63 | − 24 |
| Stockach | − 24 | + 40 | + 16 | + 9 | − 15 | − 17 | + 8 | − 25 | − 3 | + 26 | − 4 | + 61 | − 48 | + 20 | − 18 |
| Überlingen | + 14 | −100 | + 15 | − 3 | | − 32 | + 18 | | + 24 | + 23 | − 38 | + 2 | − 59 | + 80 | − 1 |
| Villingen | + 28 | − 2 | − 14 | − 30 | − 40 | − 26 | + 59 | − 77 | − 1 | + 10 | +188 | + 47 | − 49 | + 13[1] | − 12 |
| Waldshut | − 23 | + 58 | + 14 | − 26 | − 63 | − 10 | + 11 | − 43 | + 11 | + 28 | + 75 | + 23 | − 33 | + 86 | + 4 |
| Wolfach | + 50 | +125 | − 15 | − 35 | − 44 | − 28 | + 37 | + 22 | + 18 | + 7 | + 44[1] | + 37 | − 34 | − 78 | − 59 |
| Freiburg Stadt | + 88 | − 64 | + 39 | − 25 | − 89 | − 26 | + 20 | − 75 | − 14 | + 11 | +1200 | + 4 | − 68 | − 54 | − 16 |

| Kreis | 1966/67 Fuchs | 1966/67 Rebhuhn | 1966/67 Feldhase | 1967/68 Fuchs | 1967/68 Rebhuhn | 1967/68 Feldhase | 1968/69 Fuchs | 1968/69 Rebhuhn | 1968/69 Feldhase | 1969/70 Fuchs | 1969/70 Rebhuhn | 1969/70 Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bühl | − 41 | +191 | +104 | − 43 | + 78 | + 41 | + 48 | − 8 | − 23 | + 47 | − 54 | − 13 |
| Donau-eschingen | − 21 | + 81 | + 36 | − 25 | + 98 | − 6 | − 26 | + 62 | +119 | − 23 | − 12 | − 2 |
| Emmendingen | + 35 | − 28[1] | + 4 | − 8 | +423 | +105 | − 11 | − 26 | − 11 | − 2 | − 33 | + 10 |
| Freiburg | − 3 | + 50 | + 65 | + 40 | − 10 | − 1 | − 31 | − 13 | + 7 | + 8 | − 35 | − 1 |
| Kehl | − 44 | +172 | + 61 | + 27 | + 6 | + 23 | + 19 | − 44 | − 35 | + 56 | − 40 | − 5 |
| Konstanz | − 14 | + 97[1] | − 1 | − 11 | − 14 | + 6 | − 55 | + 51 | + 79 | − 58 | + 12 | + 58 |
| Lahr | + 4 | + 38 | + 13 | + 13 | + 33 | + 11 | + 5 | − 83 | − 18 | + 28 | +171 | − 8 |
| Lörrach | + 8 | + 24[1] | ± 0 | + 3 | − 36 | − 20 | − 14 | + 39 | − 12 | − 4 | − 16 | + 25 |
| Müllheim | +20 | + 70[1] | + 44 | − 9 | + 32 | + 20 | + 32 | + 12 | + 7 | − 37 | − 34 | + 4 |
| Neustadt | − 14 | + 40[1] | + 36 | + 19 | − 57 | − 26 | − 33 | + 34 | + 19 | − 27 | + 5 | − 2 |
| Offenburg | − 20 | +144 | + 65 | + 14 | − 28 | − 9 | + 72 | + 5 | − 9 | + 16 | − 57 | − 21 |
| Rastatt | + 8 | + 22 | + 31 | − 19 | + 22 | + 20 | + 3 | − 34 | − 10 | + 68 | − 62 | − 13 |
| Säckingen | ± 0 | − 33 | + 33 | − 11 | ± 0[1] | − 15 | + 2 | +100 | + 5 | − 16 | ± 0 | + 31 |
| Stockach | − 18 | + 20 | + 10 | − 25 | + 52[1] | + 11 | − 40 | +146 | + 46 | ± 0 | + 10 | + 21 |
| Überlingen | + 20 | + 89[1] | + 34 | − 30 | + 82 | − 10 | − 60 | + 42 | + 78 | − 4 | − 9 | + 16 |
| Villingen | − 51 | + 6 | + 9 | + 81 | − 23 | + 5 | − 41 | +108 | + 9 | + 4 | − 15 | − 32 |
| Waldshut | − 5 | + 54 | + 7 | − 4 | + 40[1] | − 18 | − 71 | + 4 | + 7 | − 14 | +172 | − 81 |
| Wolfach | − 9 | + 40 | +181 | − 38 | + 50 | − 8 | + 2 | + 48 | + 6 | + 64 | − 55 | − 11 |
| Freiburg Stadt | + 42 | − 17 | − 43 | + 26 | +160 | + 48 | − 29 | − 8 | − 33 | − 17 | ± 0 | − 85 |

[1] Ausbruch der Tollwut.

folgt: Zwetschgen 41,5 %, Birnen 22,5 %, Äpfel 12 %, Kirschen 11 %, Brombeeren 8 %, nicht bestimmbares Obst 5 %. In den Winter- und Frühjahrsmonaten tritt der Obstanteil zugunsten anderer Komponenten auf rund 50 % der gesamten Pflanzennahrung zurück. Die Häufigkeit pflanzlicher Nahrungskomponenten liegt im Jahresdurchschnitt noch immer bei 48,6 %.

Insektenanteile in der Fuchsnahrung erwiesen sich erwartungsgemäß als stark jahreszeitabhängig: Winter/Frühjahr in 4,7 % der Proben gegenüber 24,0 % im Sommer und Herbst. Mit wenigen Ausnahmen handelte es sich dabei stets um Käfer, überwiegend Mistkäfer *(Geotrupes* sp.) und Laufkäfer *(Carabidae)*.

Sowohl bei Vögeln als auch bei Säugetieren ging die Häufigkeit des Auftretens in der Nahrung im Sommer und Herbst gegenüber den Winter- und Frühjahrs-

*Tabelle 4*

**Prozentuale Veränderung der Jagdstrecken von Rotfuchs, Feldhase und Rebhuhn in den Jagdjahren 1960/61 bis 1971/72 gegenüber dem vorausgegangenen Jagdjahr im Regierungsbezirk Stuttgart (Nordwürtt.)**

Jagdjahr in % (Fuchs, Rebhuhn / Feldhase)

| Kreis | 1961/62 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1962/63 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1963/64 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1964/65 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1965/66 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1966/67 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Aalen | + 9 | − 52[1] | − 1 | − 20 | + 15 | + 4 | − 25 | − 55 | − 10 | − 21 | +297 | +116 | − 50 | − 74 | − 44 | + 8 | + 12 | + 38 |
| Backnang[2] | − 4 | + 25 | − 10 | − 10 | − 32 | − 23 | − 12 | − 14 | + 37 | − 91 | +203 | +123 | + 64 | − 70 | − 24 | + 68 | + 52 | + 13 |
| Böblingen | + 5 | + 19 | + 10 | − 16 | − 49 | − 23 | + 63 | − 45[1] | + 9 | − 58 | + 84 | +127 | + 51 | − 53 | − 18 | + 1 | + 82 | + 24 |
| Crailsheim[2] | − 17 | − 42 | − 21 | − 39 | − 26 | − 3 | − 40 | − 7 | + 41 | + 58 | + 67 | + 26 | − 14 | − 69 | − 61 | + 17 | + 15 | + 31 |
| Esslingen | − 14 | − 24 | + 4 | + 1 | − 31 | − 45 | + 39 | + 27[1] | + 13 | − 60 | + 91 | +122 | − 72 | − 63 | − 46 | − 4 | + 56 | + 35 |
| Göppingen | + 28 | − 17 | + 43 | − 26 | − 31 | − 15 | + 45 | − 42[1] | + 3 | − 30 | +367 | + 64 | − 60 | − 14 | + 30 | − 19 | − 20 | + 27 |
| Heidenheim | + 11 | − 27 | − 12 | − 40 | − 52 | − 38 | + 50 | − 76[1] | + 26 | − 39 | +588 | +125 | − 65 | − 15 | − 15 | + 40 | + 70 | + 46 |
| Heilbronn/ Stadt[2] | − 29 | + 11 | − 31 | − 37 | − 17 | − 3 | + 73 | − 31 | + 27 | − 79 | + 99 | +110 | − 63 | − 3 | − 12 | − 33 | + 14 | − 24 |
| Heilbronn/ Land[2] | + 20 | + 21 | + 24 | − 29 | − 36 | − 38 | + 7 | − 17 | + 40 | − 75 | + 96 | + 75 | − 22 | − 42 | − 32 | + 80 | + 37 | + 6 |
| Künzelsau[2] | + 19 | − 5 | + 15 | − 15 | − 72 | − 64 | − 47 | − 19 | +113 | + 35 | +142 | + 26 | − 46 | − 59 | − 49 | +102 | + 94 | + 26 |
| Leonberg | + 15 | +104 | + 10 | − 5 | − 44 | − 31 | − 8 | − 31[1] | + 25 | − 87 | +119 | +124 | + 48 | − 60 | − 40 | + 85 | + 84 | + 8 |
| Ludwigsburg[2] | + 23 | + 40 | + 20 | − 10 | − 45 | − 45 | − 7 | − 85 | + 46 | − 64 | +907 | + 83 | − 55 | − 35 | − 28 | + 2 | + 41 | + 12 |
| Mergentheim[2] | − 34 | + 21 | + 36 | − 47 | − 41 | − 52 | − 5 | − 56 | +111 | + 46 | + 9 | − 23 | − 26 | − 7 | − 22 | + 43 | + 72 | + 10 |
| Nürtingen | + 9 | + 13 | − 2 | − 22 | − 57 | − 37 | + 43 | ± 0[1] | + 26 | − 32 | + 96 | + 63 | − 77 | − 44 | + 1 | + 12 | + 8 | + 23 |
| Öhringen[2] | + 4 | − 3 | − 14 | − 21 | − 45 | − 34 | − 38 | + 1 | + 76 | − 30 | + 91 | + 57 | − 60 | − 47 | − 40 | +142 | − 27 | − 5 |
| Schw. Gmünd[2] | + 7 | − 22 | − 4 | − 32 | − 16 | − 16 | + 33 | − 67 | + 27 | − 53 | +284 | + 95 | − 41 | − 59 | − 22 | + 6 | − 35 | + 11 |
| Schw. Hall | + 1 | − 3 | − 12 | − 1 | − 13[1] | − 25 | − 60 | + 13 | + 88 | ± 0 | + 58 | + 66 | − 24 | − 69 | − 53 | +101 | − 20 | ± 0 |
| Stuttgart/ Stadt | + 34 | + 12[1] | − 3 | − 20 | − 46 | − 13 | + 52 | + 16 | − 3 | − 46 | + 60 | + 85 | − 69 | − 41 | − 28 | ± 0 | + 49 | + 33 |
| Ulm/Stadt[2] | − 7 | − 27 | − 31 | + 20 | − 45 | − 48 | + 60 | − 25 | + 45 | − 69 | + 22 | + 61 | − 47 | − 91 | − 44 | + 13 | −100 | + 84 |
| Ulm/Land[2] | ± 0 | + 25 | − 6 | − 29 | − 38 | − 38 | + 21 | − 75 | + 17 | − 11 | + 92 | + 47 | − 64 | − 5 | − 2 | − 16 | + 48 | + 58 |
| Vaihingen[2] | + 5 | + 21 | + 18 | − 1 | − 40 | − 35 | − 56 | − 4 | + 41 | − 35 | +113 | +107 | − 50 | − 53 | − 26 | + 34 | + 31 | − 88 |
| Waiblingen | + 6 | + 3 | − 5 | − 4 | − 36 | − 29 | + 22 | − 49[1] | − 18 | − 78 | +272 | +178 | − 73 | − 55 | − 5 | + 71 | + 71 | + 6 |

| Kreis | 1967/68 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1968/69 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1969/70 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1970/71 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase | 1971/72 Fuchs | Rebhuhn | Feldhase |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Aalen | + 81 | + 96 | − 16 | + 15 | − 52 | − 44 | − 43 | + 39 | + 34 | − 6 | + 8 | + 20 | + 23 | + 63 | + 26 |
| Backnang[2] | +119 | + 15 | − 24 | − 8 | − 5 | − 23 | − 21 | − 26 | + 9 | − 30 | − 11 | − 19 | + 43 | + 99 | + 34 |
| Böblingen | + 10 | +106 | − 2 | +104 | − 22 | − 20 | + 16 | − 7 | − 21 | + 8 | − 14 | + 7 | − 5 | + 14 | + 12 |
| Crailsheim[2] | + 54 | +146 | + 22 | − 20 | − 35 | − 59 | − 12 | − 24 | + 22 | + 15 | − 42 | + 3 | − 11 | + 69 | + 49 |
| Esslingen | + 88 | + 29 | + 3 | +163 | − 44 | − 37 | + 41 | − 13 | + 32 | − 21 | − 12 | − 17 | − 35 | + 40 | + 25 |
| Göppingen | + 24 | + 21 | − 9 | + 97 | + 70 | − 14 | − 38 | + 15 | + 11 | − 26 | − 25 | − 16 | + 10 | + 50 | + 2 |
| Heidenheim | + 97 | +102 | + 2 | + 13 | − 10 | − 25 | − 66 | + 6 | + 25 | − 16 | − 9 | ± 0 | + 27 | + 48 | − 7 |
| Heilbronn/ Stadt[2] | +350 | + 6 | − 25 | + 22 | − 24 | − 25 | + 73 | + 28 | + 24 | − 53 | − 51 | − 29 | +100 | +102 | + 76 |
| Heilbronn/ Land[2] | + 70 | − 4 | − 27 | + 54 | − 26 | − 36 | − 5 | + 3 | + 9 | − 14 | − 35 | − 20 | + 5 | + 29 | + 39 |
| Künzelsau[2] | + 11 | − 15 | − 38 | + 38 | − 18 | − 34 | + 46 | + 35 | + 16 | − 13 | − 63 | − 26 | − 2 | + 54 | + 71 |
| Leonberg | +142 | − 3 | − 16 | − 1 | − 18 | − 21 | + 11 | − 4 | − 15 | − 9 | + 10 | − 14 | + 19 | + 27 | − 42 |
| Ludwigsburg[2] | +129 | + 16 | − 7 | + 42 | − 27 | − 20 | + 9 | − 17 | − 4 | − 18 | ± 0 | − 31 | − 22 | + 23 | + 50 |
| Mergentheim[2] | + 48 | − 36 | − 59 | − 5 | + 3 | + 1 | + 79 | + 77 | + 72 | − 31 | − 60 | − 54 | ± 0 | + 19 | + 64 |
| Nürtingen | + 60 | + 38 | + 4 | + 70 | + 25 | + 3 | + 3 | + 28 | − 6 | − 36 | − 31 | − 33 | − 18 | + 49 | + 60 |
| Öhringen[2] | + 40 | + 10 | − 14 | + 18 | + 5 | − 35 | + 47 | − 19 | − 17 | − 22 | − 44 | − 22 | + 11 | + 28 | − 34 |
| Schw. Gmünd[2] | + 71 | + 99 | − 21 | + 5 | + 45 | − 15 | − 12 | − 6 | − 6 | − 26 | − 31 | − 2 | + 37 | + 46 | − 1 |
| Schw. Hall | − 13 | +102 | + 1 | − 6 | − 36 | − 33 | − 14 | − 18 | − 31 | − 2 | − 38 | + 13 | + 13 | + 1 | + 36 |
| Stuttgart/ Stadt | +218 | + 16 | − 4 | − 11 | − 28 | − 17 | +206 | + 17 | + 2 | − 52 | − 29 | − 27 | − 24 | + 12 | + 20 |
| Ulm/Stadt[2] | ± 0 | + 23 | | − 33 | +122 | + 55 | − 50 | + 10 | − 11 | +100 | + 9 | − 17 | + 83 | +146 | + 59 |
| Ulm/Land[2] | + 13 | +156 | + 6 | − 2 | + 68 | + 13 | − 16 | + 53 | + 15 | − 5 | − 12 | − 1 | + 12 | + 39 | − 10 |
| Vaihingen[2] | + 75 | − 11 | +355 | + 64 | − 23 | − 18 | + 15 | − 20 | − 26 | − 19 | + 4 | + 5 | − 6 | + 7 | + 59 |
| Waiblingen | +220 | + 43 | + 1 | + 16 | − 20 | − 37 | + 41 | + 22 | + 28 | − 19 | − 20 | − 34 | + 5 | + 9 | + 37 |

[1] Ausbruch der Tollwut. — [2] Ausbruch der Tollwut bereits vor Beginn der Erhebungen.

monaten deutlich zurück, was mit dem höheren pflanzlichen Beuteanteil während der warmen Jahreszeit in Zusammenhang steht. Lediglich der Feldhase, der im Beutespektrum des Winters und Frühjahrs nahezu völlig fehlte, trat in der 2. Jahreshälfte etwas deutlicher hervor, ohne allerdings einen namhaften Bestandteil der Nahrung auszumachen. Die weitaus häufigste tierische Nahrungskomponente stellen die Nagetiere dar, unter diesen wiederum die Gattung *Microtus;* entsprechend dem untersuchten Lebensraum handelt es sich hierbei ganz überwiegend um Feldmäuse *(Microtus arvalis),* nur selten um Erdmäuse *(Microtus agrestis),* die in offenem Kulturland im Untersuchungsgebiet weitgehend fehlen.

## Diskussion

Untersuchungen zur Nahrungswahl des Rotfuchses wurden auch für Europa mehrfach durchgeführt, eine Reihe wichtiger Veröffentlichungen zu diesem Themenkreis zitieren Stubbe (1973) und Witt (1976). Eine besonders umfassende Analyse führte Englund (1964) durch; wie bei anderen vergleichbaren Arbeiten zeigte sich auch hier sehr deutlich, daß die qualitative Zusammensetzung der Fuchsnahrung weitgehend von der relativen Häufigkeit der verschiedenen Beuteobjekte bestimmt wird. Dies weist den Rotfuchs als ausgesprochenen Ernährungsgeneralisten aus, der seinen Nahrungsplan je nach Verfügbarkeit bestimmter Komponenten in sehr weiten Grenzen variieren kann.

Der besiedelte Lebensraum ist für die Zusammensetzung der Nahrung des Fuchses ebenfalls von ausschlaggebender Bedeutung, wie die Untersuchungen von Lutz (1976) im Bayerischen Wald zeigten; ihre Ergebnisse weichen von den hier geschilderten deutlich ab. Da ein eventueller Zusammenhang zwischen der Populationsdynamik von Rotfuchs, Feldhase und Rebhuhn nur in Feldrevieren erwartet werden kann, wurden die Untersuchungsflächen dementsprechend in solchen Gebieten ausgewählt (vgl. Abb. 1).

Daß die Analyse von Kotproben und Mageninhalt auf deren Nahrungsbestandteile keine unmittelbaren Aussagen über die aufgenommene Nahrungsmenge ermöglicht, wird zurecht immer wieder betont. Dennoch lassen qualitative Untersuchungen auch in dieser Richtung indirekte Rückschlüsse zu, da der durchschnittliche Nahrungsbedarf des Rotfuchses bekannt ist (Behrendt 1955) und das Fehlen bzw. Vorhandensein eines bestimmten Beuteobjekts der qualitativen Analyse zugänglich ist. Die so feststellbare Beutefrequenz leistet daher durchaus einen Beitrag zur Klärung der Frage nach der Beeinflussung des Bestands einer bestimmten Beutetierart durch den Rotfuchs.

Nur in den seltensten Fällen kann festgestellt werden, wenn es sich bei der aufgenommenen Nahrung um Aas oder kranke Tiere gehandelt hat. Daher kommt es bei größeren Beutetierarten wie Rebhuhn, Fasan oder Feldhase eher zur Über- als Unterschätzung des Einflusses des Fuchses auf deren Populationsentwicklung. Weiterhin läßt sich aus Kotanalysen nur selten beurteilen, ob es sich bei dem erbeuteten Stück um ein junges oder erwachsenes Tier gehandelt hat. Diese Frage ist jedoch sehr bedeutsam, da die Mortalität während der Jugendentwicklung insgesamt deutlich höher liegt als im Erwachsenenstadium, der Faktor „Erbeutung“ also bei Jungtieren nicht so stark in die Populationsdynamik der Beutetierart eingreift wie bei Adulten.

Von vielen Raubtierarten ist bekannt, daß sie vorzugsweise kranke und junge Beutetiere schlagen. Schließt man von diesen auf den Rotfuchs (dies erscheint gerade im Hinblick darauf statthaft, daß er als Ernährungsgeneralist zu betrachten ist), so

ist im Vergleich zu anderen Beuteobjekten sein Einfluß auf die Populationsentwicklung größerer Beutetierarten um mindestens einen Faktor 2—3 niedriger als die eigentliche Beutefrequenz anzusetzen.

Unter diesem Blickwinkel ist die im Untersuchungsgebiet festgestellte Beutefrequenz beim Feldhasen *(Lepus europaeus)* mit 3,3 % im Jahresdurchschnitt als außerordentlich gering anzusehen. Das Ansteigen dieser Zahl von 1,6 % (Winter/Frühjahr) auf 4,5 % im Sommer und Herbst läßt den Schluß zu, daß vorzugsweise Jungtiere erbeutet wurden. Eine spürbare Beeinflussung der Feldhasenbestände ist aus diesen Zahlen für das Untersuchungsgebiet keinesfalls abzuleiten.

Deutlich abweichend stellen sich die Verhältnisse beim Kaninchen *(Oryctolagus cuniculus)* dar, wo die zeitlich weitgehend gleichmäßig verteilte Beutefrequenz im Jahresdurchschnitt 19,2 % beträgt. Diese auffallend hohe Zahl ist auf die große Siedlungsdichte des Kaninchens im Untersuchungsgebiet zurückzuführen und deutet ebenfalls darauf hin, daß sich der Rotfuchs bei der Nahrungswahl deutlich nach der Verfügbarkeit der Beutetiere richtet (s. a. Witt 1976). Ähnliches gilt auch für den Hamster *(Cricetus cricetus),* der in einem Teil des Untersuchungsgebietes hohe Populationsdichten erreicht und dementsprechend mit durchschnittlich 11,6 % ebenfalls einen recht hohen Beuteanteil ausmacht.

Einen deutlichen Hinweis auf das Beuteverhalten des Fuchses liefert auch die Gegenüberstellung der Beutefrequenzen von Rebhuhn *(Perdix perdix)* und Fasan *(Phasianus colchicus).* Das im Untersuchungsgebiet wegen wenig günstiger Habitatbedingungen mäßig verbreitete Rebhuhn wird mit 0,6 % kaum betroffen, der stark gehegte Fasan dagegen tritt in der Beuteliste mit 7 % hervor.

Das Kaninchen neigt in Mitteleuropa wegen unzureichenden Vorhandenseins natürlicher Feinde zu Massenvermehrung, die Fasanenbestände entbehren durch menschliche Manipulation eines natürlichen Populationsflusses. Der so entstandene Reproduktionsüberhang erklärt das mehr oder minder deutliche Eingreifen des Fuchses in deren Populationsdynamik. Dagegen wird weder beim Feldhasen noch beim Rebhuhn eine spürbare Beeinflussung durch den Fuchs erkennbar.

Auch der Versuch, eine derartige Korrelation aus dem Vergleich der Jagdstrecken der Jahre 1960/61 bis 1971/72 in 58 Jagdkreisen Baden-Württembergs herzuleiten, verlief ergebnislos. Nur ein Bruchteil der Werte zeigt eine mögliche Korrelation, die statistisch ohnehin nicht abzusichern ist, da bei Verwendung von Jagdstrecken als Grundlage zur Einschätzung von Räuber-Beute-Beziehungen zu viele systematische Fehler eingehen.[1] Selbst bei Vernachlässigung dieser grundsätzlichen Bedenken jedoch läßt sich für das Untersuchungsgebiet keine Abhängigkeit der Rebhuhn- oder Feldhasenbestände von der Stärke der Fuchspopulation erkennen (Tab. 2—4).[2]

Zu gänzlich abweichenden Ergebnissen kommt Spittler (1972) in vielen Jagdkreisen Nordrhein-Westfalens, wo eine Abhängigkeit der Populationsdichte des Feldhasen von derjenigen des Rotfuchses evident erscheint. Hier sollte jedoch die Entwicklung über einen längeren Zeitraum verfolgt werden. Insbesondere ist anzunehmen, daß generell einem spürbaren Anstieg der Hasenpopulation, der nach einer extremen Reduktion der Fuchsdichte in der Tat vorzukommen scheint, sehr rasch ein Rückgang der Hasenbestände auf die vorherige, normale Höhe oder gar — wegen

[1] Ein Fehlen solcher Beziehungen wurde bereits von Bieger (1931; zit. bei Puppe 1966) betont. — [2] Den oberen Jagdbehörden der Regierungspräsidenten sei für die Erlaubnis zur Einsichtnahme in die Streckenlisten gedankt. Nach 1972 waren die Daten wegen Durchführung der Kreisreform nicht mehr vergleichbar.

[3] In Tab. 3 fehlen die Jahre 1970/71 und 1971/72, da durch die Kreisreform im Regierungsbezirk Freiburg die Daten bereits nach 1969/70 nicht mehr mit den früheren vergleichbar waren.

mangelnder Selektion kranker Tiere durch Raubfeinde – ein drastischer Zusammenbruch der Hasenpopulation folgt. Aus der UdSSR liegen Untersuchungen vor, die eine solche Abhängigkeit ganz eindeutig aufzeigen (Pawlow et al. 1961).

Eine derartige Tendenz zeigt sich auch in Tab. 2–4. Im übrigen lassen sich jedoch Übereinstimmungen bzw. mögliche Korrelationen nicht in den horizontalen Zahlenreihen, d. h. in den Beziehungen zwischen den Populationen von Rebhuhn, Feldhase und Rotfuchs innerhalb derselben Region feststellen, sondern vielmehr in der rechten vertikalen Reihe innerhalb desselben Jahres, und zwar weitgehend unabhängig von der dazugehörigen linken vertikalen Zahlenkolonne desselben Jagdjahres. Dies bedeutet, daß sich die Populationen von Feldhase und Rebhuhn offensichtlich weniger in Abhängigkeit von den Schwankungen der Rotfuchspopulation, sondern in Abhängigkeit von den in einem bestimmten Jahr herrschenden Bedingungen entwickeln. Solche überwiegend „schlechten Hasenjahre" waren in Tab. 2–4[3] beispielsweise die Jagdjahre 1962/63, 1965/66 und 1970/71, wobei jedoch durchweg die Fuchsdichte ebenfalls rückläufig erscheint – im Gegensatz zu der erwartenden Korrelation, fordert man einen Einfluß der Dichte des Fuchses auf die von Feldhase und Rebhuhn. Andererseits zeigt sich in „guten Hasenjahren" wie 1964/65, 1966/67 und 1971/72 eine sehr uneinheitliche Entwicklung der Fuchspopulationen, jedoch keineswegs ein merklicher Rückgang derselben. Die Populationsdynamik von Feldhase und Rebhuhn erscheint so von der Entwicklung des Rotfuchsbestands weitgehend unabhängig.

## Schlußfolgerungen

Die Notwendigkeit einer besonders intensiven Bejagung des Rotfuchses ergibt sich also unter dem Aspekt der hier vorliegenden Ergebnisse auch vom wildbiologischen Standpunkt nicht. Aus ökologischer Sicht erscheint die Reduktion von Raubtierpopulationen wegen des damit verbundenen Eingriffs in das Räuber-Beute-Gefüge ohnehin stets bedenklich, im besonderen Fall des Rotfuchses wegen dessen Einfluß auf die Populationsdynamik verschiedener Mäusearten. Ein Zusammenhang zwischen der intensiven Reduktion des Fuchsbestandes durch Baubegasung als Maßnahme zur Tollwutbekämpfung und der in diesen Jahren zu beobachtenden Massenentwicklung nicht nur bei der Feldmaus, sondern auch der Erd- und Rötelmaus ist sehr wahrscheinlich.

Während Pflanzenfresser in anthropogen derart stark veränderten Bereichen wie Mitteleuropa heute wegen weitgehenden bis völligen Fehlens ihrer Raubfeinde zur Abwendung von Landschaftsschäden durchwegs einer künstlichen Reduktion bedürfen, ist dies bei Raubtieren grundsätzlich nicht notwendig, da ihr Bestand durch das Beutetierangebot reguliert wird. Eine gewisse Einschränkung ist lediglich für mittelgroße Raubtierarten insofern erforderlich, als übergeordnete große Raubtiere heute meist fehlen. Natürlicher Regulator des Rotfuchses ist vor allem der Luchs, daneben Steinadler und Uhu; keine dieser drei Arten kann heute in den mitteleuropäischen Nahrungsketten spürbaren Einfluß ausüben.

### Zusammenfassung

Um den Einfluß des Rotfuchses auf die Population insbesondere von Feldhase und Rebhuhn in der offenen Kulturlandschaft zu prüfen, wurde die Beutezusammensetzung des Fuchses in solchen Biotopen untersucht, überwiegend durch Kotanalysen. Die Ergebnisse weisen den Rotfuchs als ausgeprägten Ernährungsgeneralisten aus; seine Nahrungswahl richtet sich weitgehend nach der Verfügbarkeit einzelner Beuteorganismen. In ²/₃ der Proben fanden sich Nagetiere, davon in über der Hälfte Feldmäuse. Die im Untersuchungsgebiet häufigen Arten Kaninchen und Hamster traten ebenfalls stark hervor, während eine nennenswerte Erbeu-

tungsfrequenz von Feldhase und Rebhuhn nicht festgestellt werden konnte. Auch ein Vergleich der jährlichen Jagdstrecken von Rotfuchs, Feldhase und Rebhuhn ließ keine deutliche Abhängigkeit der Dichte von Hase und Rebhuhn von der des Fuchses erkennen.


## Summary

*On the feeding of Red fox, Vulpes vulpes (Linné, 1758) in open cultivated areas*

In order to examine the influence of the red fox on the populations particularly of the hare and partridge in cultivated areas, the diet of the fox was surveyed in such habitats, mainly by faecal analysis. Results are proving the red fox as a pronounced feeding generalist; food chosing is determined largely by availability of the respective kind of prey. About 2/3 of the samples taken contained rodent remains, thereof more than half field voles. Rabbit and hamster which are very common in the survey area are well represented in the fox diet, too, where as a notable preying on hare and partridge could not be stated. A comparison of yearly bags of red fox, field hare and partridge did not show significant dependance of the density of hare and partridge from that of the fox.


## Literatur


Behrendt, G. (1955): Beiträge zur Ökologie des Rotfuchses *(Vulpes vulpes* L.) Z. Jagdwiss. **1**, 113—145, 161—183.

Day, M. G. (1966): Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. J. Zool. **148**, 201—217.

Englund, J. (1965): Studies on food ecology of the red fox *(Vulpes v.)* in Sweden. Viltrevy **3**, 377—485.

Lutz, W. (1976): Beiträge zur Nahrung des Rotfuchses *(Vulpes vulpes* L.) im Nationalpark Bayerischer Wald. Diplomarbeit Univ. Heidelberg.

März, R. (1972): Gewöll- und Rupfungskunde. Berlin: Akademie-Verlag.

Pawlow, M.; Larin, B.; Gribov, Z. (1961): Über die wirtschaftliche Bedeutung des Fuchses in der UdSSR. Ochot. Ochotn. Chos., Moskau, Nr. 8.

Puppe, K. (1966): Das Verhältnis von Niederwild zu Raubwild, ökologisch betrachtet. Unsere Jagd **16**, 176—178.

Spittler, H. (1972): Über die Auswirkung der durch die Tollwut hervorgerufenen Reduzierung der Fuchspopulation auf den Niederwildbesatz in Nordrhein-Westfalen. Z. Jagdwiss. **18**, 76—95.

Stubbe, M. (1973): Der Fuchs *(Vulpes vulpes* L.). In: Buch der Hege. Bd. I: Haarwild. Hrsg. von Stubbe, H. Berlin: VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.

Wildman, A. B. (1954): The microscopy of animal textile fibres. Wool Industries Research Association, Leeds.

Witt, H. (1976): Untersuchungen zur Nahrungswahl von Füchsen *(Vulpes vulpes* Linné, 1758) in Schleswig-Holstein. Zool Anz. **197**, 377—400.


*Anschrift der Autoren:* Horst Matejka, Dr. Peter Röben, Eva Schröder, Zoologisches Institut I der Universität, Im Neuenheimer Feld 230, D-6900 Heidelberg

# Spatial organization and strategy of habitat utilization of elephants in Tsavo National Park, Kenya[1]

By W. Leuthold

*Tsavo East Research Station, Voi, Kenya*

*Receipt of Ms. 17. 5. 1977*

## 1 Introduction

The drastic and widespread modification of the original woodland vegetation of Tsavo National Park, mainly through the activities of large numbers of African elephants, *Loxodonta africana* (Blumenbach), has caused considerable concern among conservationists for quite some time (e. g. Napier Bax and Sheldrick 1963; Glover 1963; Laws 1969a; Leuthold 1969). It led to the establishment of the Tsavo Research Project in 1966, with the objective of investigating various aspects of the "elephant problem". Unprecedented elephant mortality in 1970/71 (Corfield 1973) triggered renewed and intensified research into elephant ecology, as earlier studies had left many questions unanswered.

The more important among these concerned the total range and the internal organization of the Tsavo elephant population, as well as the seasonal movements of individuals and groups, and the environmental factors governing them. Laws (1969a) had concluded that the elephants of the Tsavo area were organized into ten discrete "unit populations" inhabiting separate ranges and performing at most limited seasonal movements. This conclusion was based on about one year's field work involving mainly large-scale aerial surveys but no records of individually known animals; various casual observations provided grounds for doubting its general validity.

Against this background the present study was initiated with the main aims of obtaining information on movements of individually known elephants and their relations to environmental factors, and attempting to relate individual movements to changes in spatial distribution of the overall population. An additional objective was to determine the ecological significance of the park boundaries for the elephants, and the influence of changes in land use and human activities in areas adjacent to the park.

The study began in December 1971 and continued, with varying intensity, until early 1976. A preliminary paper (Leuthold and Sale 1973) dealt with the results of the first year; the following is a comprehensive report on the entire period of study.

## 2 Study area and methods

### 2.1 The study area

Tsavo National Park (ca. 20.000 km$^2$) is situated in south-eastern Kenya, in a semi-arid area originally covered mainly by dry woodlands dominated by *Acacia* and *Commiphora* spp. The Nairobi—Mombasa road and railway line divide it into two parts administered as

[1] Dedicated to the memory of David Sheldrick, who devoted his life's work to the Tsavo elephants.

Z. Säugetierkunde 42 (1977) 358—379

ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

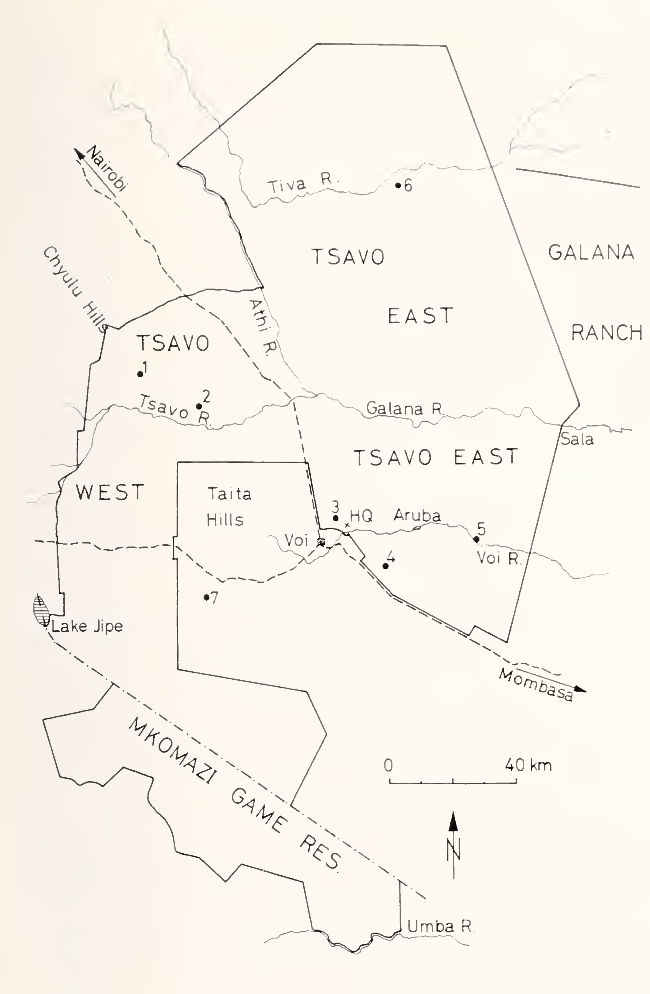



*Fig. 1.* Map of Tsavo National Park and vicinity ——— = Boundary of national park and Mkomazi Game Reserve; · — · — · = Kenya/Tanzania border; — — — = main roads and railway lines Mombasa-Nairobi and Voi-Taveta-Arusha; ● = artificial water supplies: 1 = Kilaguni Lodge; 2 = Ngulia Safari Lodge; 3 = Voi Safari Lodge; 4 = Ndara borehole; 5 = Mukwaju borehole; 6 = Ndiandaza borehole; 7 = Taita Hills and Salt Lick Lodges (outside the park); HQ = Park headquarters and research station

separate units, Tsavo West (ca. 7.000 km²) and Tsavo East (ca. 13.000 km²; Fig. 1). Their main features have been described repeatedly (e. g. Napier Bax and Sheldrick 1963; Laws 1969a; Leuthold and Sale 1973); in the present context, the following are most relevant:

*Physiography:* Tsavo West, particularly its northern portion, is considerably more varied in topography and geology, including the Ngulia Hills (up to 1.800 m a. s. l.), the extremities

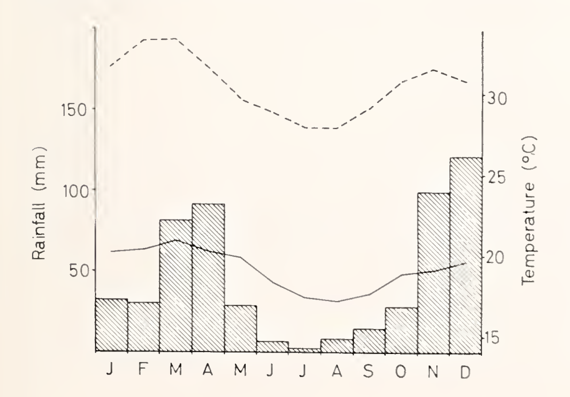



*Fig. 2.* Mean monthly rainfall (66-year average in mm) and mean monthly maximum (— — —) and minimum (———) temperatures (31-year average in °C) at Voi town. Data from East African Meteorological Department

of the Chyulu Hills (up to 2100 m) and several extensive lava flows covered by partly evergreen vegetation. Tsavo East, by contrast, is mostly flat (300—500 m a.s.l.), except for some isolated granitic hills in the west and north, and geologically much more uniform.

*Climate:* Mean annual rainfall is ca. 550 mm at Voi town, just outside the park (Fig. 1), somewhat more in northern Tsavo West, and slightly to considerably less in southern Tsavo West and most of Tsavo East. The annual mean for 1969—1975 at both Aruba and Sala (Fig. 1) was about 260 mm. Most rain falls in two rainy seasons, the main one being in November/December, followed by a short but hot dry season January—March); another rainy season occurs in March—April (—May), and the period June—October is generally dry and relatively cool, with temperatures rising again in September/October (Fig. 2). This long dry season is the main period of stress for herbivores, including the elephant, as strong southerly winds desiccate soil and vegetation, exacerbating the lack of rainfall.

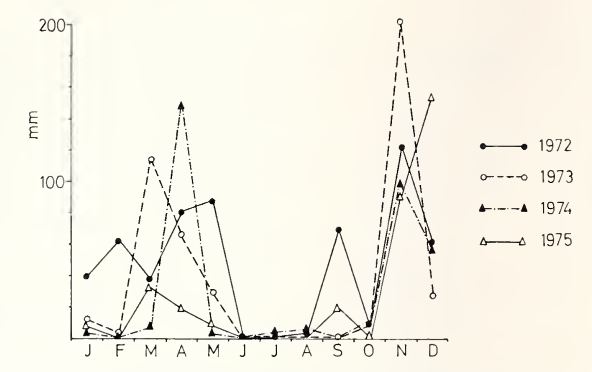



*Fig. 3.* Monthly rainfall (in mm) for 1972—1975 at Tsavo East Research Station, showing year-to-year variations

While the seasons described are reasonably well-defined on average (Fig. 2), rainfall varies substantially in its spatial and temporal distribution (Fig. 3). The rains may "fail" to varying degrees in one season, or considerable rain may fall "out of season"; some areas may receive substantial rainfall from isolated thunderstorms, while others remain completely dry. This makes it difficult to delimitate the seasons, as conditions may differ considerably between different areas at any one time. Occasionally, some subjective judgement was necessary to assign a given date to either the rainy or the dry season; in addition there are, of course, transitional periods. In most years, the two dry seasons combined are longer than the two rainy seasons (6—8 vs. 4—6 months).

*Water:* Numerous shallow pans hold water after the rains; once they dry out, open water is available only at a few permanent natural water supplies and some artificial ones added in recent years (see Ayeni 1975). The Athi, Tsavo and Galana Rivers usually flow the year round. Smaller rivers (e. g. Voi, Tiva, etc.; Fig. 1) retain stagnant pools and ground water throughout the dry season; elephants can reach the latter by digging holes in the sandy river beds. In southern Tsavo West water is permanently available at Lake Jipe (Fig. 1). The Aruba Dam in Tsavo East stores water of the Voi River throughout the dry season. Kilaguni, Ngulia and Voi Safari Lodges have artificial water supplies, and at three boreholes in Tsavo East ground water can be pumped up during the dry seasons (Fig. 1).

Overall, northern Tsavo West is probably the most "favourable" area ecologically, because of its varied topography, geology and resultant diversity of vegetation, as well as the numerous springs around the lava fields emanating from the Chyulu Hills. In southern Tsavo West and in most of Tsavo East environmental conditions are generally harsher (Cobb 1976). Much of Tsavo East is also subject to periodic droughts with less than 250 mm annual rainfall. This study immediately followed the drought of 1970/71 (see Corfield 1973) and included several relatively dry years, particularly 1974 and 1975.

## 2.2 Methods

Data were collected at two levels:

1. Recording of overall distribution patterns by aerial total and sample counts, primarily as background information;
2. determination of movements and home ranges of individual elephants, by reference to visually identifiable animals and by radio-tracking of selected individuals.

### *2.2.1 Overall distribution patterns*

Aerial total counts were carried out in Tsavo Park repeatedly since the "elephants problem" became acute (e. g. Glover 1963; see also Leuthold 1976a). During the present study, two

total counts were conducted, in September 1972 and January 1973 (discussed by LEUTHOLD and SALE 1973).

From August 1973 to March 1975 eight systematic aerial sample counts were carried out at intervals of 2—3 months. North-south transects were flown, 10 km apart, over a total area of about 40.000 km$^2$; all large mammals seen within a strip of predetermined width were recorded and the results expressed as densities in 10 $\times$ 10 km grid squares (see COBB 1976).

### 2.2.2 *Home ranges and movements of individual elephants*

#### 2.2.2.1 *Visual identification*

Many elephants can be recognized individually from natural characteristics such as broken or unusually shaped tusks, cuts or holes in the ears, etc. (cf. DOUGLAS-HAMILTON 1972). Photographs of such elephants were mounted on file cards, together with a detailed description, date and locality of the first sighting, as well as group size and composition. Marginal punches referring to the individual characteristics facilitated subsequent identification of known animals. During drives along the park roads I scrutinized all elephants seen for the presence of known or recognizable individuals. Because of the park's size and the rough terrain, these observations were limited to the southern Tsavo East, the area south of the Galana River (ca. 4.150 km$^2$; Fig. 1).

However, the rate of resightings of known individuals was very low in relation to the aims of the study and the effort and expense involved (time, vehicle running costs, etc.). This was mainly because the number of known individuals was small, compared to the total number of elephants normally present in the area (ca. 6.000; LEUTHOLD and SALE 1973), and because known individuals were not always near a road where observations normally began. In the end, the information obtained served mainly to confirm and complement that derived from radio-tracking.

#### 2.2.2.2 *Radio-tracking*

To overcome the limitations of visual identification and to be able to — ideally — locate any known individual at virtually any time and place, some 25 elephants were captured and equipped with radio-transmitters in different parts of the park. They were immobilized with etorphine hydrochloride ("M-99", commercially available as "Immobilon", with antagonist "Revivon", from Reckitt and Sons, Ltd.), administered with standard "CapChur" equipment (Palmer Co., Douglasville, Ga., USA). Radio transmitters, each with its own frequency, and receivers were obtained from the AVM Instrument Co. (W. W. Cochran), of Champaign, Ill., USA. Transmitters and batteries, embedded in dental acrylic, were attached to a collar made of two layers of machine belting (10 cm $\times$ 5 mm), which was fitted tightly around the elephant's neck and fastened with steel bolts set in steel plates. Tracking was done from a Piper SuperCub aircraft with a single three-element Yagi antenna mounted on a wing strut, pointing forward. Receiving range varied considerably between transmitters and was also influenced by local topography, the animal's position with respect to the aircraft, and by height above ground. Signals of the best transmitters were detected up to 70 km away at about 500 m above ground. Directional reception permitted the pilot to "home in" on instrumented animals, which were identified visually on most occasions. Locations were plotted on 1:250.000 maps; in featureless country they had to be determined by compass bearings and flying time to a known landmark and are, therefore, only approximate in some cases. Due to the costs involved, and sometimes for technical reasons, instrumented animals could not be located as often as would have been desirable, nor on a strictly systematic timetable. On average, tracking was attempted once a week during the dry season, and twice a week during the rainy season, when the propensity for movements was highest. Various instances of damage to, or malfunction of, transmitters and/or antennas caused temporary or total loss of radio-contact. The longest life of a transmitter battery package was 22 months; in two cases new transmitters could be placed on animals whose original ones had ceased working.

Home ranges were determined by the "periphery method": the most peripheral locations of an animal were connected by straight lines, and the area thus enclosed was measured with a planimeter. This method gives no indication of the intensity and temporal pattern of utilization of a home range, and the areas thus determined may be considerably larger than those normally utilized by the animals concerned. On the other hand, home ranges of various large mammals have been derived in the same way, which facilitates comparison between species.

## 3 Results and discussion

### 3.1 Overall distribution patterns and their changes

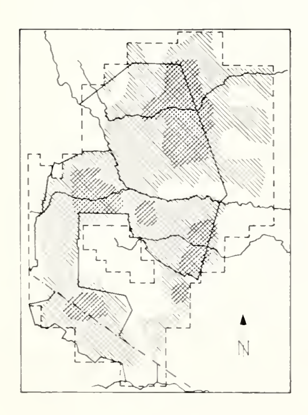
From qualitative observations it had long been known that the Tsavo elephants tended to concentrate near permanent water supplies during the dry season; the original woodlands had therefore been damaged most severely near rivers such as the Galana, Voi and Tiva in Tsavo East (see Map 1 of Napier Bax and Sheldrick 1963). Also, large local aggregations of elephants during the rainy season had been noted repeatedly, particularly near the eastern park boundary in southern Tsavo East, where herds of several hundred, occasionally over a thousand elephants formed almost every year and then dispersed again (cf. Figs. 4 and 5 in Leuthold and Sale 1973).

The series of aerial sample counts carried out between 1973 and 1975 provided more quantitative information on distribution patterns, as well as on total numbers. The main advantages of these "monitoring flights" over the earlier total counts were 1. stricter control of methods and thus better repeatability (important with respect to total numbers); 2. their frequency, which permitted monitoring shifts in distribution at relatively short intervals; 3. simultaneous recording of environmental conditions, which made it possible to investigate the factors underlying such shifts; and 4. the fact that large areas outside the park were included in the counts, which made it reasonably certain that the total range of the Tsavo elephant population(s) was covered.

Cobb (1976) presented and discussed the results of these aerial counts in some detail; the following is a summary of the aspects most relevant in the present context:

1. *Seasonal changes in distribution.* In the dry season, elephants are essentially restricted to broad belts along the main rivers (Tsavo/Athi-Galana, Tiva). In the wet season a general shift to the north-east occurs in northern Tsavo East, into areas without permanent water supplies. In southern Tsavo East elephants occupy the easternmost areas in the wet season, retreating from them in the dry season, generally westwards toward the Aruba Dam and Voi. In southern Tsavo West there is a marked wet-season dispersal into the southern "arm" of the park; in the dry season those elephants move to the vicinity of Lake Jipe in the west and toward the Umba River in the south (Fig. 4).

2. *Causal relationships.* Using the environmental data recorded during the aerial counts Cobb (1976) attempted to determine correlations between habitat conditions and observed distributional changes by means of multiple regression analysis. For



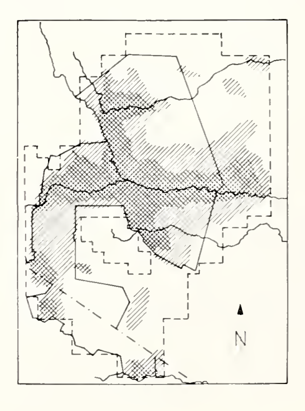




*Fig. 4.* Wet-season *(left)* and dry-season *(right)* distribution of elephants in the Tsavo area (after Cobb 1976). Cross-hatching indictates areas of highest density; absence of hatching does not necessarily mean total absence of elephants. — — — = Boundary of census area

various reasons this proved rather difficult, but some relationships were found that agree well with conclusions derived from more qualitative observations. For instance, dry-season distribution was negatively correlated with distance from permanent water in three of the four local subdivisions. In the wet season, high densities outside the park were associated with dense grass cover (West) and green grass condition (East). This can be interpreted as indicating that elephants moving out of the park (see below) select areas with, among other things, abundant grass in the wet season.

*3. Movements across park boundaries.* Large areas outside the park are occupied by elephants seasonally or permanently. The Mkomazi Game Reserve to the south and the Galana Ranch to the east (Fig. 1) offer protection similar to that in the park itself, but large unprotected areas are also important for the elephants, at least seasonally, e.g. in the north-east and in the south-east of the census area (Fig. 4). In the areas outside the park wet-season densities tended to be higher than dry-season ones, suggesting dispersal of elephants out of the park during the wet season (the differences were, however, not significant). Overall densities were considerably lower outside than inside the park, but all areas outside are not equally available or accessible to elephants.

*4. Regional differences within the park.* Overall elephant density was higher in the west than in the east generally. In northern Tsavo West, there were no noticeable changes in elephant distribution between the seasons (Fig. 4). This confirms the general statement made earlier (sect. 2.1) that Tsavo West, particularly its northern part, is ecologically more varied and thus more "favourable" for the elephants than most of Tsavo East. These environmental differences were investigated in some detail and quantified by COBB (1976), who used them as the basis for regional subdivision of the total census area.

### 3.2 Individual home ranges

#### *3.2.1 Observations on visually identified elephants*

A total of 46 ♂♂ and 79 ♀♀ were photographed and recorded on file cards for subsequent identification. Of these, 25 ♂♂ (54%) and 44 ♀♀ (56%) were resighted at least once. As nine of the ♀♀ appeared to be permanently associated with other known individuals, ♀♀ will be discussed in the following in terms of "family units" (BUSS and SMITH 1966) rather than individuals (n = 35 resighted units). Only 13 ♂♂ (52% of those resighted at all) and 15 ♀♀ (43%) were seen more than four times, the minimum considered necessary to warrant at least a tentative determination of home ranges. The maximum number of sightings of a known individual was ten, over a period of 22 (1 ♂) and 24 (1 ♀) months, respectively. Most of these observations were made between early 1972 and early 1974.

Tables 1 and 2 summarize the information obtained through visual identification (in southern Tsavo East only!) and Figure 5 illustrates the positions and shapes of six home ranges. A few other home ranges were extremely narrow, almost linear, and their areas

*Table 1*

**Distances between extreme locations of visually identified elephants**

| | Distance (km) | | | Number of animals |
|---|---|---|---|---|
| | 0—30 | 30—60 | > 60 | |
| ♂♂ | 18 | 5 | 2 | 25 |
| ♀♀ | 26 | 9 | — | 35 |

*Table 2*

**Home range data for visually identified animals with at least four sightings**

Area (in km²) and greatest diameter (in km) of home ranges

| | Area (km²) | | | Diameter (km) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Mean | Range | n[1] | Mean | Range | n |
| ♂♂ | 303 | 41—469 | 7 | 34.5[2] | 3—67 | 13 |
| ♀♀ | 281 | 50—775 | 11 | 34.1 | 15—57 | 15 |

[1] Area not determined if home range nearly linear in shape. — [2] If two cases of only 3 km and 8 km are excluded, the mean rises to 39.7 km (n = 11)

were therefore not measured; hence the differences in the number of animals between the left- and right-hand parts of Table 2.

The following points emerge from these data:

1. Individual home ranges overlap considerably, both among ♂♂ and ♀♀, and between the sexes.
2. The main directions of elephant movements observed were NNW — SSE, parallel to the western park boundary (Fig. 1), or approximately N — S in the area between the Voi and Galana Rivers. Substantial movements in an E — W direction were recorded almost exclusively in the area south of the Voi River, mainly in the contex of the formation and dissolution of seasonal aggregations in the south-eastern corner of the study area (see sect. 3.1 and 4.1).

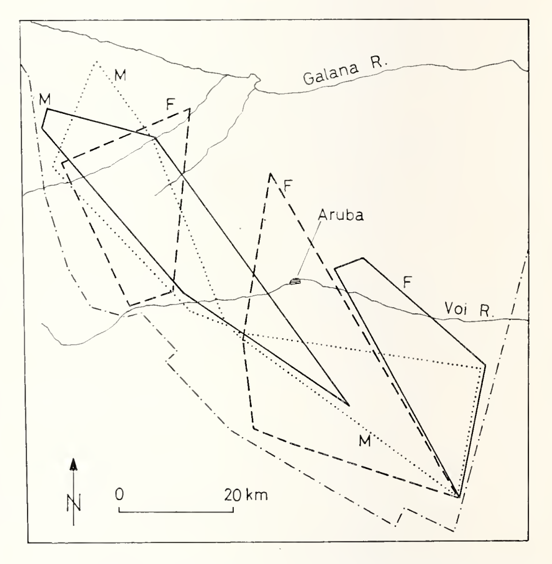



*Fig. 5.* Home ranges of six visually identified elephants (3 ♂♂, 3 ♀♀) in the area south of the Galana River. M = ♂; F = ♀

3. Within the period of observation, 16 (= 27 %) of the elephants resighted at least once moved over more than 30 km, which Laws (1969 a) considered to be the upper limit of seasonal movements (though he spoke of entire "unit populations" rather than individuals). There was little difference in this respect between ♂♂ and ♀♀, although two ♂♂ moved over more than 60 km (maximum 67 km; Table 2). Considering the small number of sightings obtained and the fact that no ground observations were made north of the Galana River, movements of individual elephants could have been even more extensive than those actually recorded.
4. At least five known elephants (3 ♂♂, 2 ♀♀) moved from the presumed range of one "unit population" (Text-Fig. 2 of Laws 1969a) well into that of another one (cf. Fig. 6 of Leuthold and Sale 1973). This suggests that the unit populations and their ranges, if real at all, are unstable in space and time. We shall return to this point below.

### *3.2.2 Radio-tracking*

This section will review and discuss the information obtained from 21 radio-instrumented elephants (7 ♂♂, 2 ♀♀ in Tsavo West, 4 ♂♂ and 8 ♀♀ in Tsavo East; all in different groups originally) in relation to the influences of various environmental and other factors.

A few additional animals were equipped with radio-collars at different times but, for various reasons (mainly technical failures), did not provide any useful information and are therefore disregarded.

#### *3.2.2.1 Size and shape of individual home ranges*

Figure 6 shows the locations and shapes of home ranges of 11 ♂♂, Figure 7 those of 10 ♀♀ in both Tsavo East and West. Table 3 summarizes data on home range size and greatest linear dimensions, and deteils are given in Table 4, including the number of records for each individual and the period over which they were obtained. The latter was rather short in several cases, particularly in Tsavo West, and some caution is necessary in interpreting the data available.

In two cases the method of home range determination deviated slightly from that generally used in that allowance was made for the fact that the elephants concerned were never recorded west of the Nairobi-Mombasa road. Their home ranges therefore appear somewhat "dented" (M-11 in Fig. 6, F-18 in Fig. 7). Observations on these and some of the visually identified animals suggested that the road and railway line constituted a fairly effective barrier to elephant movements, though certainly not an absolute one. Only one of the radio-tracked individuals definitely crossed them (M-5, Fig. 6). However, unmarked elephants were repeatedly seen crossing the road; the reaction to road and railway line probably varies with individual experience and/or tradition within groups. (The home range of M-6 in Figure 6 is rather unrealistic, as depicted; the few records obtained fortuitously made it fall mainly outside the park.)

The graphic representation of home ranges in Figures 6 and 7 confirms some of the tentative conclusions drawn from the observations on visually identified elephants: Home ranges overlap extensively within and between sexes, and north-south movements are generally more prominent than east-west ones, the latter being most marked near, and to the south of, the Voi River (M-12, F-12, F-15). It further shows that very narrow, almost linear home ranges are rather exceptional (that of M-6 in Tsavo West is based on only five records).

In Tsavo East, all home ranges except one (F-11) were considerably larger than those determined through visual identification; in addition, four animals captured south of the Galana River all moved to the north of it several times. In fact, the greater parts of

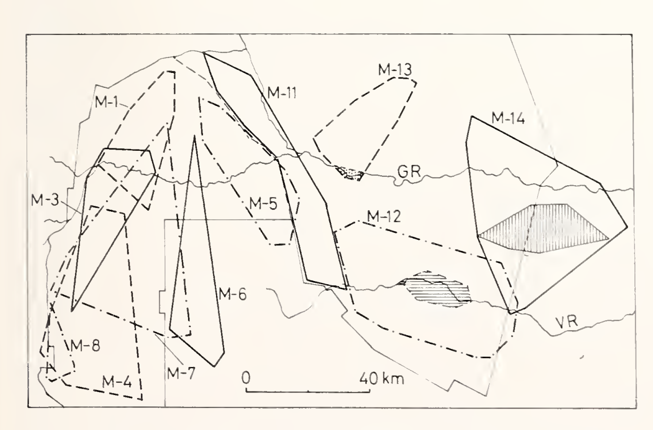



*Fig. 6.* Home ranges of 11 male elephants, obtained by radio-tracking. Shaded = dry-season ranges (see text)

the home ranges of F-13 and F-14 were located north of the Galana River (Fig. 7). These findings emphasize the inadequacy of the visual-identification method under the circumstances prevailing (size of the area, difficulty of access to certain parts).

The greatest distance between locations of the same animal exceeded 50 km in most cases, reaching a maximum of 75 km in Tsavo West (M-6) and 133 km in Tsavo East (F-13). It was less than 30 km in only two cases, both in Tsavo West (M-8 with a tracking period of only 2.5 months, and F-2; see Table 4).

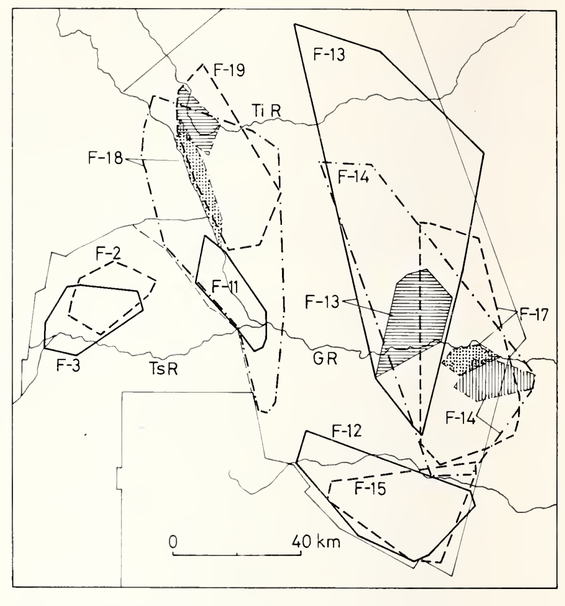



*Fig. 7.* Home ranges of ten female elephants, obtained by radio-tracking. Shaded = dry-season ranges (see text)

The data in Table 3 suggest considerable differences in home range size between ♂♂ and ♀♀, but while home ranges of ♂♂ were larger than those of ♀♀ in Tsavo West, the reverse was true in Tsavo East. None of these differences are however, statistically significant, and they may simply reflect the fortuitous choice of individuals for radio-instrumentation.

### 3.2.2.2 *Procedural factors affecting home range sizes obtained*

To investigate the influence on apparent home range sizes of factors related mainly to the method and circumstances of data collection rather than to environmental conditions, I proceeded as follows:

*Table 3*

**Summary of home range data obtained by radio-tracking**

Mean values for area ($km^2$) and greatest diameter (km)

| | Area ($km^2$) | Greatest diameter (km) | n |
|---|---|---|---|
| Tsavo West — ♂♂ | 843 | 56.3 | 7 |
| Tsavo West — ♀♀ | 408 | 32.0 | 2 |
| Tsavo West — all | 746 | 50.9 | 9 |
| Tsavo East — ♂♂ | 1182 | 63.2 | 4 |
| Tsavo East — ♀♀ | 1812 | 77.4 | 8 |
| Tsavo East — all | 1602 | 72.7 | 12 |
| All ♂♂ | 966 | 58.8 | 11 |
| All ♀♀ | 1532 | 68.3 | 10 |
| All combined | 1235 | 63.3 | 21 |

*Table 4*

**Radio-tracking data on individual elephants in Tsavo National Park**

| Animal No. | Year | Period under obs. (months) | No. of records | Maximum distance (km) | Size of home range (km²) | Notes |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 1. Tsavo West | | | |
| M— 1 | 72 | 5.5 | 81 | 46 | 594 | |
| M— 3 | 72 | 4 | 22 | 57 | 691 | 1 |
| M— 4 | 74/75 | 4 | 17 | 66 | 1503 | |
| M— 5 | 74/75 | 6 | 34 | 55 | 608 | 2 |
| M— 6 | 75/76 | 1.5 | 5 | 75 | 684 | |
| M— 7 | 75/76 | 3 | 15 | 70 | 1673 | |
| M— 8 | 75/76 | 2.5 | 15 | 25 | 146 | |
| F — 2 | 72/73 | 13.5 | 64 | 29 | 369 | |
| F — 3 | 72/73 | 9 | 48 | 35 | 448 | 1 |
| | | | 2. Tsavo East | | | |
| M—11 | 72/73 | 10.5 | 35 | 90 | 822 | 1 |
| M—12 | 72/75 | 37 | 160 | 65 | 1640 | 1,3 |
| M—13 | 73/75 | 18 | 74 | 36 | 516 | 1,3 |
| M—14 | 74/75 | 11 | 63 | 62 | 1750 | 4 |
| F —11 | 72/73 | 6 | 24 | 40 | 387 | 5 |
| F —12 | 72 | 4 | 20 | 57 | 1238 | 1 |
| F —13 | 72/73 | 16.5 | 76 | 133 | 3744 | |
| F —14 | 72/73 | 13.5 | 60 | 105 | 2975 | |
| F —15 | 73/74 | 3 | 16 | 50 | 974 | |
| F —17 | 74/76 | 19 | 97 | 75 | 1720 | |
| F —18 | 74/76 | 18.5 | 101 | 102 | 2452 | |
| F —19 | 74/75 | 12.5 | 66 | 57 | 1009 | 4 |

Notes: 1 = gap(s) in tracking records, usually due to (temporary) transmitter failure; 2 = 3 sight records after 3 months within same home range; 3 = two transmitters used consecutively on same animal; 4 = killed by hunters (M-14) or poachers (F-19) while transmitter was still functioning; 5 = moved away from original area and later "settled down" elsewhere

Firstly, I calculated correlation coefficients between individual home range sizes and the number of records on the one hand, and period of tracking on the other hand, for ♂♂ and ♀♀ separately in Tsavo West and East, and for all animals in Tsavo East. However, in no case were the correlations significant.

Secondly, I mapped all radio-locations in chronological sequence and determined individual home range sizes after every ten records (i.e. after 10, 20, 30, etc.). The values obtained for each of the eight animals with the largest numbers of records (3 ♂♂ and 5 ♀♀ in Tsavo East only) were plotted over a time axis. The resultant curves (Fig. 8), mostly of a generally sigmoid shape, illustrate the relationship of home range size to both time and number of records. They indicate that (a) these relationships vary considerably between individuals, and (b) that a prolonged period of time is necessary to provide a reasonable indication of an elephant's total home range (of course, the data presented here may themselves not be definitive!). Whereas one year's tracking appeared to be sufficient in some cases (e.g. F-13, F-14, F-18), this did not apply to other animals (e.g. M-12, F-17). However, in M-12 home range size did not increase further after slightly over 1.5 years with about 100 records, despite continuation of tracking for another year. Thus, while it is difficult to derive general rules regarding the minimum tracking period necessary for conclusive results, the data available suggest that at least 1—1.5 years are

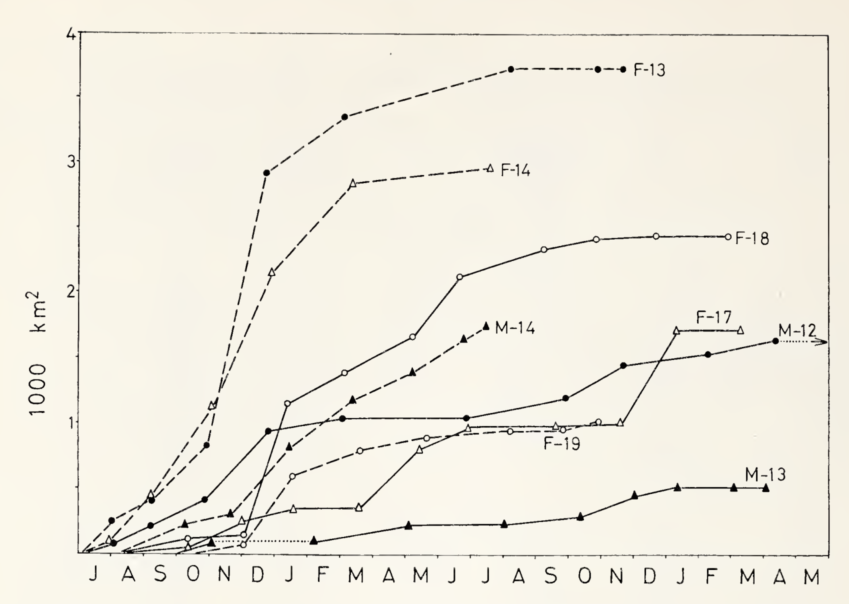



*Fig. 8.* Increase in size of individual home ranges over time. Each point indicates home range size after 10, 20, etc. radio-locations (which were obtained at irregular intervals), plotted over a time scale in which several years' records are combined

required (this requirement may, of course, vary with the environmental conditions in other study areas). Home ranges obtained from substantially shorter tracking periods must be considered as provisional; in the present study this applies to all but one of the individuals in Tsavo West, and to at least three in Tsavo East (see Table 4). This proviso has to be kept in mind in the following discussions.

### *3.2.2.3 Ecological factors influencing home range size and utilization*

The seasonal changes in overall distribution of elephants (Fig. 4) as well as various casual observations indicate considerable seasonal variations in habitat utilization. The lack of open water in large parts of the park virtually precludes their use by elephants during the dry seasons, and the elephants are compelled to concentrate within reach of permanent water supplies. These seasonal changes are also reflected in the pattern of utilization of individual home ranges (see Fig. 3 in Leuthold and Sale 1973). For several elephants, particularly in Tsavo East, marked local concentrations of radio-tracking records clearly indicated areas used primarily during the dry seasons.

For present purposes I determined the smallest portion of each individual's home range that included 50% of all records (shaded areas in Figs. 6 and 7). As they contained almost exclusively dry-season records, the areas thus determined are probably representative of the "dry-season ranges" of individual elephants (and their groups). In the cases considered here (eight animals in Tsavo East), they comprise about 10% of the total home ranges, with marked individual variation from about 2% in M-13 to ca. 23% in M-17 (Fig. 6). As expected from other observations (cf. Fig. 4), these dry-season ranges are all located relatively near one of the permanent water supplies (Galana River for F-13, F-14, F-17, M-13 and M-14; Voi River and Aruba Dam for M-12; Athi River for F-18; upper Tiva River for F-19).

We may therefore conclude that elephants in Tsavo East utilize only small, favourably located portions of their overall home ranges during the dry seasons and move to other parts mainly during the rainy seasons. This is borne out to some extent by the data on the increase of home range sizes over time (Fig. 8). Most individual home ranges "grew" most markedly during the rainy seasons, i.e. in November/December and, to a lesser extent, in April/May.

Dry-season ranges of elephants in Tsavo West could not be determined in the same manner because the data obtained there were insufficient (see Table 4). Some casual observations and the data from the monitoring flights suggest that the situation is similar there, with Lake Jipe, the Tsavo River and the lava flows emanating from the Chyulu Hills (Fig. 1) providing permanent water supplies on which dry-season ranges are based.

Apart from these seasonal variations in the utilization of individual home ranges there are differences in mean home range size between Tsavo East and Tsavo West. Figures 6 and 7 suggest that home ranges are larger in Tsavo East, most markedly in ♀♀. There appear to be certain gradients in home range size, which is smallest in northern Tsavo West, somewhat larger in southern Tsavo West, southern Tsavo East, north-western Tsavo East, and largest in eastern Tsavo East. If ♂♂ and ♀♀ are compared separately, differences between Tsavo East and West are not significant ($p \geqslant 0.05$), but the mean size of all home ranges in Tsavo West is significantly smaller than in Tsavo East (Student's t-test; $p < 0.05$). While these differences, being based on small samples of subjectively selected animals, should not be overrated, they are nevertheless plausible when related to ecological conditions. As stated earlier, northern Tsavo West is the most favourable area, with a broken topography, higher rainfall, more varied vegetation and numerous springs along the edges of lava fields (see also COBB 1976). This can explain the fact that home ranges of elephants captured in that area were all among the smallest recorded (M-1, M-3, F-2, F-3; see Table 4). Environmental conditions are less favourable in the other areas, in the approximate order of those enumerated above, reaching their extremes in north-eastern Tsavo East.

While other factors undoubtedly play their part, rainfall is probably the main single determinant of environmental conditions. Figure 9 shows the spatial distribution of rainfall during the climatic year July 1973 to June 1974 (COBB 1976), which can probably be considered as representative of the rainfall pattern in general, even though this varies greatly from year to year. According to these data, most of northern Tsavo West received 500 mm or more rain during the period considered. The north-western and southern portions of Tsavo East are ecologically allied to Tsavo West, also receiving relatively high rainfall, compared to the major portion of Tsavo East, particularly the north-eastern parts, with an annual total of only 250 mm or less (COBB 1976).

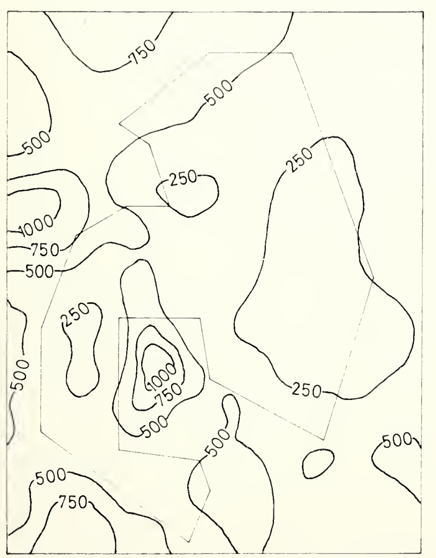



*Fig. 9.* Spatial distribution of rainfall in the Tsavo area for the climatic year July 1973 to June 1974. Isohyets at 250-mm intervals (after COBB 1976)

Comparison of Figure 9 with Figures 6 and 7 suggests an inverse relationship between annual rainfall and the size of elephant home ranges within the study area. It is, however, difficult to express this relationship in quantitative terms; possible reasons for this difficulty include 1. the relatively small data base, 2. the problem of obtaining adequate rainfall records for many locations, and 3. the practical impossibility of collecting radio-tracking data on a strictly systematic schedule. In addition, factors other than rainfall can, of course, also influence home range size in elephants, e.g. permanent water supplies, soil and vegetation types, the severity of seasonal changes in food and water supplies, etc. It may therefore be unrealistic to expect a straightforward quantitative relationship between home range size and rainfall, even though such a relationship appears fairly obvious qualitatively. Rainfall, of course, does not act directly on the elephants, but through its effects on quantity and quality of the food supply.

### 3.3 Movements

A feature of the radio-tracking data were occasional sudden movements of individual elephants (and their groups in the case of ♀♀) over distances of 30—50 km, or even more, within a few days. Most of these are plotted in Figure 10, with a few exceptions all covering more than 30 km. Again, as noted earlier, there is a marked preponderance of N — S and NNW — SSE over E — W movements, the latter being virtually confined to the area south of the Voi River. In many cases the long-distance movements appeared to occur in fairly direct response to local rainstorms (cf. Fig. 3 in Leuthold and Sale 1973). The irregular distribution of rainfall, both in space and in time, made it impossible to predict such movements, but in the majority of cases the "target area" had received rain a few days previously. This was often to striking that it suggested a still unexplained ability of the elephants to sense local rainstorms over considerable distances, even against the prevailing wind.

Twenty of the 25 long-distance movements plotted in Figure 10 took place between October and January, i.e. in or near the rainy season following the long dry season. During the latter, no unusual movements were recorded in three consecutive months (July—September). The observed monthly distribution of long-distance movements deviates significantly from an assumed even distribution (Chi-square test, $p < 0.01$). A consequence of this preponderance of movements in the rainy seasons is the fact, noted above, that recorded home range sizes tended to increase "in leaps" mainly during the rainy seasons (Fig. 8).

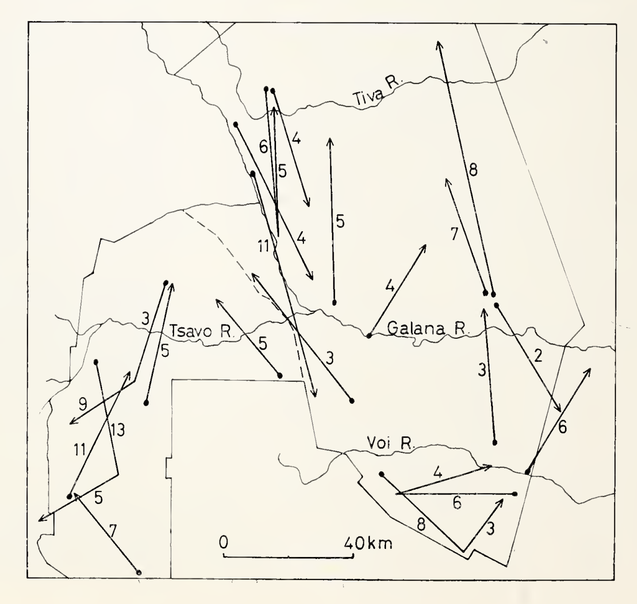



*Fig. 10.* Long-distance movements of radio-instrumented elephants. Figures indicate the number of days within which each movement took place

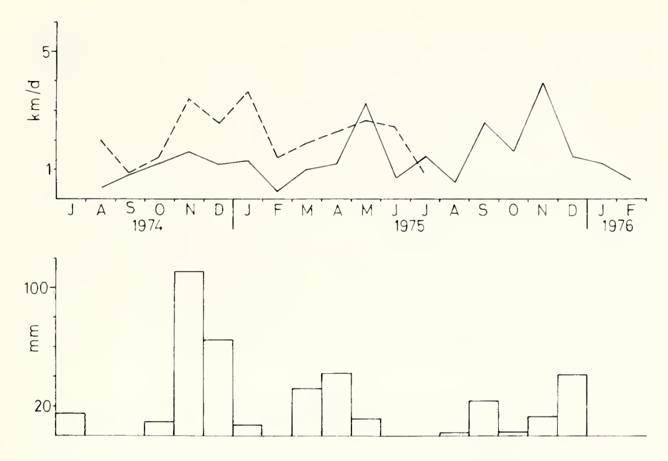



*Fig. 11.* Mean daily movements, in each month (see text), of ♂ M-14 (— — —) and ♀ F-17 (————) in Tsavo East *(above),* plotted over monthly rainfall (in mm) at Sala *(below)*

All the above observations confirm the general conclusion that elephants remain relatively stationary during the dry seasons, in small dry-season ranges (Fig. 6 and 7), and move out of them mainly during the rainy seasons, or in response to out-of-season rainfall (e.g. in September 1972; Leuthold and Sale 1973). In an attempt to relate movements to rainfall I proceeded as follows: For each radio-instrumented animal I determined the linear distance between every two consecutive locations and divided them by the number of intervening days, thus obtaining a — somewhat hypothetical — daily rate of movement. I then derived the mean of these values for each month of the tracking period and plotted this against monthly rainfall at a station within the home range of the elephant concerned (Fig. 11). In some — but not in all — cases the results suggest a positive relationship between monthly rainfall and the mean daily rate of movement. It is, however, rather ill-defined and correlation coefficients between the two parameters approached significance in only one case (the calculations were done only for elephants in Tsavo East, as tracking periods were too short in Tsavo West).

There are several reasons for the difficulty in obtaining quantitative relationships between mean daily rates of movement and monthly rainfall:

1. The notorious irregularity of rainfall in the Tsavo area and the relatively low density of rain gauges in the study area made it impossible to record many of the local rainstorms that apparently trigger long-distance movements. For the same reason, and also because of the large areas involved, it is difficult to decide which of the existing rainfall records the movements of a given elephant should best be related to. Thus, the actual factors influencing elephant movements are often insufficiently documented.
2. The figures designated "daily rate of movement" may not really represent true movements per day, particularly where consecutive tracking dates are a week or more apart. Two cases plotted in Figure 10 indicate what may happen during a relatively long interval: M-12 moved about 37 km in six days, then 31 km over the following fours days in almost opposite direction, ending up only 11 km from the point of origin after ten days. Similarly, F-19 was found little over 5 km from the point of departure after performing two movements of about 45 km and 40 km in six and five days, respectively. If the intervening record had not been obtained, one would have assumed that the two animals had remained

essentially stationary; the "mean daily rate of movement" obtained would have been 1.1 km/d instead of 6.8 km/d for M-12, and 0.5 km/d instead of 7.7 km/d for F-19. It is, of course, unknown how many similar cases there may have been, in which actual movements were not detected.

Thus, there is considerable qualitative evidence linking elephant movements with rainfall, but it is difficult to express this apparent relationship in quantitative terms. This would probably be easier if data collection had been more frequent and more strictly systematic for both elephant locations and rainfall records. Perhaps the ideal would be an automatic tracking system locating the animals at least once a day and a correspondingly dense network of rain gauges. Under the circumstances under which this study was carried out, this was not possible, and it may indeed be difficult to achieve anywhere under field conditions, considering the costs involved and the manpower required.

## 4 Conclusions and implications for management

This study was initiated to provide answers to the following questions that are important to the management of the park and its elephants:

1. What factors determine the distribution patterns and movements of elephants, and how are they reflected in the elephants' strategy of habitat utilization?
2. What is the internal organization, if any, of the Tsavo elephant population?
3. What significance, if any, do present park boundaries have for the elephants, and what is the long-term outlook, with particular reference to land use outside the park?

### 4.1 Strategy of habitat utilization and the influence of environmental factors

We have already identified rainfall, particularly its spatial and temporal distribution, as probably the main single environmental determinant of elephant distribution and movements (see also Cobb 1976). Of course, its influence is indirect, acting through its effect on the state of the vegetation which, in turn, provides all food for the elephants. Permanent water supplies are also important, particularly during the long dry season, the most critical time of the year; the extent to which food and water supplies are combined, or juxtaposed, locally is probably crucial for dry-season survival of the Tsavo elephants (see below).

The pattern of rainfall is relatively regular in the long term, certain parts of the year being normally dry and others wet (Fig. 2), but in the short term it is highly irregular both in space and in time (Fig. 3), producing considerable and largely unpredictable fluctuations in food and temporary water supplies. Permanent water supplies, by contrast, are generally fixed in space and thus predictable. — These ecological conditions require a strategy of habitat utilization that is geared to the long-term regularities on the one hand, yet flexible enough to accommodate the short-term irregularities on the other hand.

The main features of the elephants' long-term strategy are the relatively small localized dry-season ranges near permanent water supplies (Figs. 6 and 7) and the apparent fidelity of individual elephants to them. All radio-instrumented elephants with sufficiently long tracking periods returned to the same dry-season ranges repeatedly after "forays" into other areas during the rainy seasons. I therefore believe the dry-season ranges to be relatively immutable and knowledge on them to be maintained by tradition within the tightly knit family groups, at least in ♀♀ (whether the same applies to ♂♂ as well remains an open question).

Important components of the short-term strategy are the apparent ability of elephants to sense local rainstorms over considerable distances and their readiness

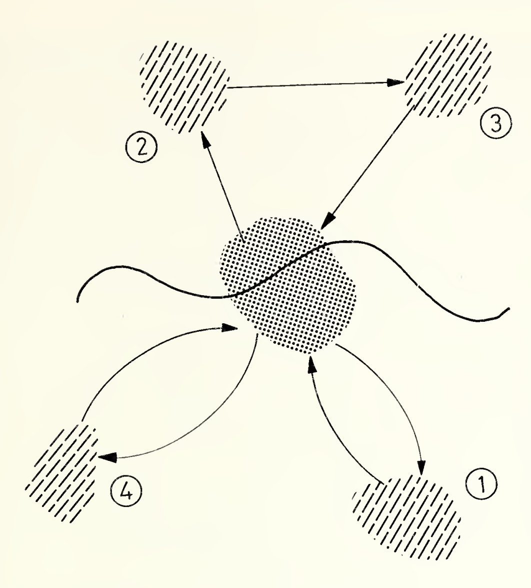



*Fig. 12.* Schematic representation of habitat utilization by elephants in Tsavo National Park: Movements from a fixed dry-season range (dense stippling) near a river to areas where rain (broken hatching) has fallen, and back. Figures indicate temporal sequence of local rainstorms

to move to the areas affected. We may thus view the elephants' strategy of habitat utilization as a "pulsating" system based on the dry-season ranges (stable element) and making irregular use of more distant areas where rain has fallen (opportunistic element; Fig. 12). The "pulsations" are unpredictable in timing and direction, being governed primarily by the short-term rainfall pattern. They manifest themselves as relatively long-distance movements of individual elephants (Fig. 10) and/or as large-scale shifts in overall distribution (Fig. 4). Their directions, i.e. the target areas of the elephants involved, are largely unpredictable at the onset of the rains ("outward pulsation"), but the return movements can be predicted with considerable accuracy, if individual dry-season ranges or the overall dry-season distribution pattern are known from earlier observations.

This highly flexible system of movements to and from a fixed base enables the elephants to make use of resources that are available only temporarily (rainy seasons, out-of-season rainfall), while at the same time reducing their impact on the areas on which they depend for dry-season survival.

These areas have already been adversely affected by the activities of elephants who have gradually denuded the vicinity of permanent water supplies of much of the original vegetation, particularly trees. As a result, parts of the traditional dry-season ranges no longer contain food resources sufficient to sustain the elephants using them. As elephants apparently require a certain proportion of woody plants in their diet (e.g. Laws, Parker and Johnstone 1975), they are forced to move farther and farther "inland" from the rivers in search of suitable food. This is most evident along the lower Galana River (within the park). For instance, during the long dry season of 1973 radio-instrumented ♀ F-13 (Fig. 7) was located most often some 20–25 km north of the Galana River, but occasionally at the river as well. This presumably indicates that, while she had to drink from time to time (exact frequency unknown), she did not find sufficient food near the river and had to move "inland" for considerable distances. The additional energy expenditure imposed by extensive movements between feeding areas and drinking places, throughout a long dry season, is probably crucial in the context of population regulation through mortality, both adult and juvenile (see Leuthold 1976b). This view is supported by the findings on spatial distribution of elephant carcases during the 1970/71 drought

(Fig. 4 in Corfield 1973): the great majority was found near permanent water supplies, indicating that the animals had died of starvation while water supplies still exceeded requirements.

Outside the dry season, local food quality is probably the major determinant of elephant distribution and movements. Numerous qualitative observations indicated that elephants moved into areas where rain had fallen recently and where plants were in a growing state. They appeared to be particularly attracted to areas of dense green grass under such conditions and fed extensively on grasses, at least temporarily. This is in line with findings from several food habits studies elsewhere, indicating that elephants eat large amounts of grass in the wet season, even if they appear to prefer browse at other times (Buss 1961; Field 1971; Laws et al. 1975). These impressions are supported to some extent by the analysis of the data from the monitoring flights: outside the park elephant distribution was positively correlated with either grass cover or green condition of grass, whereas inside the park no clearcut correlation with these parameters emerged (Cobb 1976).

A further point concerns the main direction of elephant movements. As pointed out earlier (cf. Figs. 5 and 10), most major movements took a N – S direction, except in the area south of the Voi River, where E – W movements were more frequent. Probably, this is mainly a consequence of the geographical accident that the major rivers in Tsavo run generally W – E (Fig. 1); elephants tend to concentrate along the rivers in the dry season and move away from them, at very approximately right angles, during the rainy seasons. This has led to a secondary zonation of the vegetation, in terms of density of woody cover which increases as one goes away from the permanent rivers. The area south of the Voi Rivers is generally less heterogeneous in terms of soil and vegetation types and has several sources of water scattered almost throughout (Fig. 1). Local rainstorms sometimes develop near Voi, due to the proximity of the Taita Hills, and fairly often in the extreme east as extensions of the coastal rain belt (see below). All this results in sometimes substantial shifts of elephants along an approximate E – W axis.

The movements to and from the dry-season ranges are often accompanied by changes in mean group size, which tends to be higher in the wet than in the dry season (Leuthold 1976a). In the dry season, while the population as a whole is concentrated near permanent water supplies (Fig. 4), actual groups within these concentrations are generally small. This decrease in mean group size in the dry season may be a mechanism reducing intragroup competition for food at a time of general food scarcity.

### 4.2 Internal organization of the Tsavo elephant population

From repeated aerial surveys Laws (1969a) concluded tentatively that the Tsavo elephants were subdivided into ten fairly discrete "unit populations" characterized by different biological parameters (e.g. calving rates, mean group size), inhabiting entirely separate ranges and performing only limited seasonal movements (20–30 km). Subsequent research has cast doubt on the validity of this hypothesis (Leuthold and Sale 1973; Leuthold 1976a), and the results of the present study do not support it either. A subdivision of the overall elephant population into local subunits could possibly be envisaged for the dry season, when elephants adhere to apparently fixed and probably traditionally determined ranges. However, the spasmodic and unpredictable wet-season movements can bring elephants from quite different dry-season ranges into contact, so the social and/or reproductive identity of possible subunits may be lost, at least temporarily (cf. Fig. 6 in Leuthold and Sale 1973). For example, the ♀♀ F-12 and F-14 (Fig. 7) were both captured in their respective

dry-season ranges, F-12 somewhere near Voi (not shown in Fig. 7, as there were too few records) and F-14 near Sala, some 60 km away. A few months later, after some rain had fallen, they were both found near the point where the Voi River leaves the park in the east, only about 10 km apart. Similarly, ♂♂ M-4 and M-7 moved from their presumed dry-season ranges in southern Tsavo West into the northern portion, when rain had fallen there (Figs. 6 and 10), confirming our ealier suspicion that the elephant populations of southern and northern Tsavo West were not discrete entities as implied by LAWS' (1969a) hypothesis (the suspicion was based on the earlier movements of M-3; see Fig. 2 in LEUTHOLD and SALE 1973). Unfortunately, no corresponding data are available on ♀♀ of that area.

The converse occurred, too, i.e. animals with overlapping dry-season ranges moving to very different areas in the wet season. In mid-May 1975, ♀♀ F-18 and F-19 were over 100 km apart (southern- and northernmost records, respectively, in Fig. 7) under at least partly green conditions. By September they had moved into overlapping portions of their dry-season ranges and were found only 10—15 km apart.

In this context it must be emphasized again that radioinstrumented elephants — and some visually identified ones, too — moved over considerably greater distances (see Table 4) than LAWS (1969a) anticipated. Their movements were, however, not unprecedented, as evidenced by the observation by PARKER (in LAWS et al. 1975, p. 16) of some 2.000 elephants moving over a distance of about 100 km within six months in the north-east of the present study area (Galana Ranch). At the same time, the results of this study, particularly those indicating adherence to relatively fixed dry-season ranges, lend little credence to earlier reports of annual elephant movements over several hundred km, e.g. from Mount Kilimanjaro to the Lorian Swamp in north-eastern Kenya and back (SIKES 1971).

The above information on the spatial structure of the Tsavo elephant population is important for future research and management. Any operations for which localized effects, repeatability and/or a degree of predictability are desired (e.g. local sampling of live or dead animals, capturing and marking of individuals), are best carried out in the dry season, when largely the same elephants can be expected to be in the same areas. By coincidence, the dry season is also the best time for field work, particularly on the ground, from the practical point of view (accessibility of different areas, cross-country driving, etc.). Use has already been made of these suggestions in 1. capturing elephants for radio-tracking mainly in the dry season (so as to have an indication of their dry-season range from the start), and 2. repeated aerial photography of elephants to determine age structures in — presumably — the same "sub-populations" (LEUTHOLD 1976b).

Another point of interest in this context is the repeated formation of large to very large herds of elephants in some areas. In almost every wet season, herds of several hundred animals (1.100 in May 1974) formed in the southeastern corner of Tsavo East near, and sometimes outside, the park boundary. Similar aggregations were observed by LAWS in the same area in 1967 and stated to exist throughout the year (LAWS et al. 1975, p. 105). The latter certainly did not apply during the present study; as the vegetation dried up, the large herds gradually dissolved again and, at the height of the dry season, hardly any elephants could be found in the area concerned (which does not have any permanent water supply). LAWS has repeatedly drawn attention to such large herds, which he interpreted as resulting from disturbance by humans at the periphery of the elephants' range (e.g. LAWS et al. 1975, pp. 100—105). While this may apply to some situations in Uganda (cf. ELTRINGHAM 1977), it almost certainly does not in Tsavo, since — apart from the purely seasonal nature of the aggregations there — similar herds have been observed

from time to time in other areas of the park (generally in the wet season, too), but not in places where human disturbance could easily be envisaged as a causative factor (cf. Cobb 1976). On the basis of the present study and some additional observations I offer the following tentative explanation for the formation of these seasonal "super-herds":

Tsavo East receives most of its rainfall from cloud formations moving inland from the coast. This is evident both from subjective experience and from the fact that isohyets in south-eastern Kenya run approximately parallel to the coast (National Atlas of Kenya 1970, pp. 15—17; Cobb 1976). As a result, the easternmost portions of the park are often the first to receive substantial rain at the beginning of a rainy season, or even out of season occasionally. After a long, nutritionally severe dry season, such local rainfall and the consequent plant growth can attract elephants over considerable distances (perhaps 30—50 km). As the vegetation in the area concerned happens to be mainly open grassland, which tends to favour aggregations both in elephants (Leuthold 1976a) and in other ungulates (e.g. Leuthold 1977), formation of large herds is to be expected. These herds may eventually move into more wooded areas, where they are likely to fragment. As rain falls in other areas, or as the vegetation dries up, the elephants then move elsewhere and/or disperse again (cf. Figs. 4 and 5 in Leuthold and Sale 1973).

Within the aggregations described here, relatively intensive mating activity has been observed repeatedly. This may be a consequence of the particular social situation in the aggregations or of the favourable environmental conditions prevailing at those times, or perhaps of a combination of both. Possibly, this recurring phenomenon is a major cause of the — not very marked — seasonality in the reproduction of Tsavo elephants (Laws 1969b).

### 4.3 Present park boundaries and future outlook

With an area of 20.000 km² Tsavo National Park is undoubtedly a very important wildlife sanctuary, both for elephants and other animals. Nevertheless, experiences in earlier elephant counts (Leuthold 1973) and the results of the present study (including the work of Cobb 1976) clearly show that Tsavo elephants utilize large areas outside the present park boundaries. In particular, much of the wet-season dispersal area lies outside the park, especially in the north-east and, to a lesser extent, in the south-east (Fig. 4). Several of the radio-instrumented elephants were repeatedly recorded outside the park, mainly in the Sala area (M-14, F-14, F-17; Figs. 6 and 7), but also around the Taita Hills (M-15, M-6, M-7; Fig. 6) and west of the Athi River (F-18; Fig. 7).

This presumably means that the park's resources are insufficient to sustain, the year round, the elephants currently using it, and/or that certain elephants still utilize areas that they know through tradition but which happen to be outside present park boundaries. In either case the future of the elephants involved depends largely on future land use in the areas concerned and thus appears somewhat tenuous. Kenya's human population has been increasing at a rate of over 3 % p.a. in recent years, and any land not currently protected for wildlife conservation or a similar purpose is likely to come under increasing pressure to be used for ranching, agriculture and settlement. Since elephants and people do not mix well, the potential for conflict is considerable, and elephants may eventually be displaced from many areas they still utilize at present.

This has already happened locally, for instance in the area between the Athi River and the Mombasa-Nairobi road (Hunting Block No. 29), just north and west of present park boundaries (Fig. 1). Until about 1965/66, this area was virtually

uninhabited by humans. The tarmacking of the road in 1967, coupled with the general demand for land, led to fast-increasing settlement in that area. As a consequence, elephants have been largely forced to withdraw, as reflected by the results of two total counts: 565 elephants in 1965 versus 7 in 1972 (LEUTHOLD 1973). During the monitoring flights of 1973–74 elephants were hardly ever seen in the area in question, whereas smaller ungulates still existed in some numbers. Several records of radio-instrumented ♀ F-18 (Fig. 7) show that elephants still occasionally venture into that area, but only at great peril, as evident from the numerous carcases and skeletons seen there from the air (COBB 1976).

Fortunately, the outlook is not as bleak in some of the other areas around the park. On the Galana Ranch, adjoining Tsavo East north of the Galana River (Fig. 1), a long lease enables a multiple land-use system to be practised, in which wildlife conservation and limited commercial exploitation play a prominent role. Elephants have virtually unlimited access to the entire area (cf. Fig. 4 in LEUTHOLD and SALE 1973) and are discouraged only where they damage installations for cattle (e.g. watering points).

The area north of the Galana Ranch, important for wet-season dispersal of Tsavo elephants (Fig. 4), is largely unsuitable for human use other than the present seasonal utilization by nomadic pastoralists, mainly on account of its low and erratic rainfall (see data in COBB 1976). As far as can be foreseen at present, this area is therefore likely to be available and accessible to elephants, at least seasonally, for some time to come.

The same cannot be said of most areas adjoining southern Tsavo East to the east and south. Their slightly higher rainfall makes them potentially suitable for cattle ranching, and large areas between the southern parts of Tsavo East and West are currently being developed along these lines. Since free-roaming elephants are not readily compatible with such developments, they may eventually be denied access altogether. This would result either in a reduction of the overall elephant population (if the elephants concerned were simply eliminated), or in an increase in elephant density inside the park (if they were merely displaced). In the latter case, a reduction in available wet-season dispersal areas would increase pressure on the already overutilized vegetation within the park.

Important conclusions for park management from this and the preceding sections are as follows:

1. The park in its present boundaries cannot support all elephants in the Tsavo ecosystem (as defined by COBB 1976) the year round.
2. Tsavo National Park is not (yet?) – as some other parks – an "island in a sea of human settlement", but its elephants, in particular, depend on unhindered access to some adjacent areas, especially in the rainy seasons.
3. Increasing human settlement around the park will initially reduce mainly the wet-season dispersal areas; the consequences of this may not become evident in the park until some time afterwards.
4. As a consequence of the above, numbers and distribution patterns of elephants (and other game), as well as human activities around the park, should continue to be monitored at regular intervals, along the lines of the program described by COBB (1976).
5. As a corollary to the above (4.), the national park authorities should endeavour to be informed, and even consulted, on major decisions concerning the land use in areas adjacent to the park.

Of course, there are other factors affecting the welfare of Tsavo National Park and its elephants, the most important of which is probably poaching and the degree

to which it can be brought under control. However, this is outside the scope of the present paper, dealing with the habitats in and near the park and the elephants' ways of using them.

## Acknowledgements

This study received vital assistance from many organizations and individuals, without whose support it could not have achieved what it did. I would like to thank the following organizations and institutions: The Trustees and Director of the then Kenya National Parks (general support and facilities), the East African Wild Life Society (loan of aircraft and pilot for several years), the World Wildlife Fund with projects No. 652 (donation of vehicle) and No. 1135 (provision of radio-transmitters), the US National Zoological Park and Smithsonian Institution (provision of transmitters and receiver), Bill Burrud Productions of Los Angeles (transmitters and receiver), the University of Nairobi (provision of transmitters and receiver and manufacture of radio-collars), the African Wildlife Leadership Foundation (transmitters). Individuals who provided valuable personal assistance include the late Dr. H. K. Buechner (National Zoo, Washington), Prof. Dr. R. Geigy (Basel), Messrs. D. L. W. Sheldrick † and E. C. Goss (Park Wardens in Tsavo), and their staff, Mr. T. R. H. Morgan (untiring pilot of 5Y-ADY), Dr. J. B. Sale (formerly University of Nairobi), Dr. S. M. Cobb (monitoring flights), Mr. A. T. C. Armitage (ground observations), several colleagues and research assistants at the then Tsavo Research Project in various capacities. To all of them I wish to express my gratitude for their contributions.

Writing-up of this paper was made possible by a grant from the Swiss National Science Foundation through the University of Zurich.

## Summary

In the context of the "Tsavo elephant problem" this study was undertaken to provide information on movements and home ranges of elephants and on their strategy of habitat utilization. Visually identified individuals were located repeatedly, and some 20 elephants were radio-tracked for periods of 2—37 months. Individual home ranges measured 400—3.700 km², with means of 750 km² in Tsavo West and 1.600 km² in Tsavo East. Home range diameters varied from 25 to 133 km, with means of 51 km in Tsavo West and 73 km in Tsavo East. The differences between Tsavo East and West are attributable to environmental conditions, which are more favourable and more stable in Tsavo West. During the dry seasons, elephants occupy relatively small ranges near permanent water supplies, from which they move to areas where rain has fallen early in the rainy seasons. Apparently they are able to sense local rainstorms over considerable distances. Major movements thus occur primarily during the rainy seasons. These findings agree with those on seasonal changes in overall distribution patterns, determined by repeated aerial sample counts. Seasonal ranges and movements appear to be determined primarily by the food and water supplies available which, in turn, depend mainly on rainfall. The irregular distribution of the latter, both in space and in time, necessitates a highly flexible strategy of habitat utilization. The results of this study do not support an earlier hypothesis on the internal subdivision of the Tsavo elephant population into about ten discrete units. At present, Tsavo elephants still utilize large areas outside the park, at least seasonally. If future changes in land use make these areas inaccessible to elephants, this could have grave consequences for the park. Continued monitoring of elephant populations and their distribution patterns, and of human activities outside the park, is therefore indicated.

## Zusammenfassung

*Wohngebiete und Wanderungen afrikanischer Elefanten im Tsavo-Nationalpark, Kenia*

Die vorliegende Untersuchung ist ein Teil der Forschungsarbeiten zum „Elefantenproblem" im Tsavo-Nationalpark. Wiederholte Ortung von über 20 mit Radiosendern versehenen Elefanten während 2—37 Monaten ergab individuelle Wohngebiete von 400—3700 km². Im Ostteil des Parks waren sie größer (Mittel 1600 km²) als im Westteil (750 km²), ebenso ihre Durchmesser (Ost 73 km, West 51 km), die 25—133 km betrugen. Diese Unterschiede lassen sich auf die Umweltbedingungen zurückführen, die im Westteil insgesamt günstiger und stabiler sind. Während der Trockenzeiten halten sich die Elefanten in relativ kleinen Einständen in der Nähe permanenter Wasserstellen auf, von denen sie zu Beginn der Regenzeiten „ausschwärmen" in Gebiete, in denen Regen gefallen ist. Sie scheinen lokale Regenfälle aus größerer Entfernung wahrnehmen zu können. Bedeutende Ortsveränderungen

(30—50 km und mehr in wenigen Tagen) erfolgen daher vorwiegend in den Regenzeiten. Diese Befunde stimmen mit dem Bild überein, das sich aus großräumigen Veränderungen der örtlichen Verteilung der Elefanten ergibt (durch Luftzählungen ermittelt). Die saisonalen Wohngebiete und die unregelmäßigen „Wanderungen" sind vorwiegend durch das Angebot an Nahrung und Wasser bestimmt, das seinerseits hauptsächlich von den Niederschlägen abhängt. Deren Unregelmäßigkeit — zeitlich wie örtlich — bedingt eine flexible Strategie der Biotopnutzung. Eine frühere Hypothese zur Unterteilung der Tsavo-Elefantenpopulation in etwa zehn getrennte Einheiten konnte nicht bestätigt werden. Zur Zeit benützen die Tsavo-Elefanten noch größere Gebiete außerhalb des Nationalparks. Falls diese durch menschliche Besiedlung für die Elefanten unzugänglich werden, können sich daraus für den Park ernsthafte Probleme ergeben. Fortdauernde Überwachung des Elefantenbestandes und seines Verteilungsmusters sowie der menschlichen Aktivitäten außerhalb des Parks ist daher angezeigt.

## References


National Atlas of Kenya (1970): 3rd ed. Nairobi: Survey of Kenya.

Ayeni, J. S. O. (1975): Utilization of waterholes in Tsavo National Park (East). E. Afr. Wildl. J. **13**, 305—323.

Buss, I. O. (1961): Some observations on food habits and behavior of the African elephant. J. Wildl. Manage. **25**, 131—148.

Buss, I. O.; Smith, N. S. (1966): Observations on reproduction and breeding behavior of the African elephant. J. Wildl. Manage. **30**, 375—388.

Cobb, S. (1976): The distribution and abundance of the large herbivore community of Tsavo National Park, Kenya. D. Phil. Thesis, Univ. Oxford.

Corfield, T. F. (1973): Elephant mortality in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. **11**, 339—368.

Douglas-Hamilton, I. (1972): On the ecology and behaviour of the African elephant. — The elephants of Lake Manyara. D. Phil. Thesis, Univ. Oxford.

Eltringham, S. K. (1977): The numbers and distribution of elephant *Loxodonta africana* in the Rwenzori National Park and Chambura Game Reserve, Uganda. E. Afr. Wildl. J. **15**, 19—39.

Field, C. R. (1971): Elephant ecology in the Queen Elizabeth National Park, Uganda. E. Afr. Wildl. J. **9**, 99—123.

Glover, J. (1963): The elephant problem at Tsavo. E. Afr. Wildl. J. **1**, 30—39.

Laws, R. M. (1969 a): The Tsavo Research Project. J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 495—531.

Laws, R. M. (1969b): Aspects of reproduction in the African elephant *Loxodonta africana*. J. Reprod. Fert., Suppl. **6**, 193—217.

Laws, R. M.; Parker, I. S. C.; Johnstone, R. C. B. (1975): Elephants and their habitats. — The ecology of elephants in North Bunyoro, Uganda. Oxford: Clarendon Press.

Leuthold, W. (1969): Naturschutzprobleme und ökologische Forschung in Ostafrika. Schweiz. Naturschutz **35**, 117—125, 150—153.

— (1973): Recent elephant counts in Tsavo National Park. Voi/Nairobi: Mimeographed report.

— (1976 a): Group size in elephants of Tsavo National Park and possible factors influencing it. J. Anim. Ecol. **45**, 425—439.

— (1976 b): Age structure of elephants in Tsavo National Park, Kenya. J. Appl. Ecol. **13**, 435—444.

— (1977): African ungulates. — A comparative review of their ethology and behavioral ecology. Berlin - Heidelberg - New York: Springer-Verlag.

Leuthold, W.; Sale, J. B. (1973): Movements and patterns of habitat utilization of elephants in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. **11**, 369—384.

Napier Bax, P.; Sheldrick, D. L. W. (1963): Some preliminary observations on the food of elephants in the Tsavo Royal National Park (East) of Kenya. E. Afr. Wildl. J. **1**, 40—53.

Sikes, S. K. (1971): The natural history of the African elephant. London: Weidenfeld and Nicolson.


*Author's address:* Dr. Walter Leuthold, Stolzestr. 19, CH-8006 Zürich

# BEKANNTMACHUNG

## Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 19. September 1977 im Hochzeitshaus in der Jesuitenstraße in Bamberg

Der 1. Vorsitzende, Herr Röhrs, eröffnete die Versammlung um 17.00 Uhr.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Röhrs verliest den von Herrn Kuhn verfaßten Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1976:
   Im Berichtsjahr erschien der 41. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit zusammen 384 Seiten.
   Neu aufgenommen wurden seit der letztjährigen Tagung 20 Mitglieder, ausgetreten sind 9. Verstorben ist Prof. Dr. Eduard Tratz, Salzburg, Mitglied seit dem Gründungsjahr 1926.
   Auf Einladung von Prof. Herre und seinen Mitarbeitern hielt die Gesellschaft ihre 50. Hauptversammlung vom 5. bis 9. September 1976 in Kiel ab. Etwa 100 Mitglieder und Gäste nahmen an den wissenschaftlichen Sitzungen in Räumen der Universität teil, die 45 Vorträge und 8 Filme boten. Eine Exkursion zur prähistorischen Arbeitsgruppe Schleswig-Kiel in Schloß Gottorf, Schleswig, und eine ganztätige Fahrt durch Schleswig-Holstein beendeten die Tagung.
3. Herr Röhrs verliest den Kassenbericht des Schatzmeisters für das Geschäftsjahr 1976. 41 Vollmitglieder und 70 studentische Mitglieder haben ihren Jahresbeitrag noch nicht entrichtet. Die Ausgaben überstiegen die Einnahmen um über 4000,– DM.
4. Der Vorsitzende verliest einen Brief der abwesenden Kassenprüfer, wonach diese die Entlastung des Schatzmeisters befürworten.
5. Die Anträge auf Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes für das Geschäftsjahr 1976 werden einstimmig angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Geschäftsjahr 1977 werden die Herren Dittrich und Wächlter, als ihr Stellvertreter wird Herr Kruska gewählt.
7. Die Beiträge für das Geschäftsjahr 1978 werden wie folgt festgelegt:
   Vollmitglieder 65,– DM; Studenten 30,– DM.
   Nach § 7 der Satzung der Gesellschaft endet die Mitgliedschaft durch Streichung auf Beschluß des Gesamtvorstandes, wenn das Mitglied trotz eingeschriebener Mahnung mit der Beitragszahlung länger als ein Jahr nach der Mahnung im Rückstand bleibt.
8. Die Einladung von Herrn Klima auch im Namen seiner Frankfurter Kollegen, die 52. Jahresversammlung 1978 im Zentrum für Morphologie in Frankfurt am Main abzuhalten, wird einstimmig angenommen. Der Termin (zwischen Anfang September und Anfang Oktober) muß noch mit anderen Veranstaltungen abgestimmt werden.
   Die Mitgliederversammlung begrüßt ferner eine Einladung durch Herrn Claude nach Zürich für die 53. Jahrestagung 1979 und stimmt ihr zu.
9. Der Antrag von Herrn von Lehmann wird abgelehnt (0 dafür, 14 Enthaltungen). Der Antrag von Herrn Röhrs wird angenommen (0 dagegen, 7 Enthaltungen). Die Geschäftsordnung ist demnach in Punkt 2 von Satz 4 an wie folgt geändert: „Die betreffende Arbeit ist zum Druck angenommen, wenn zwei Herausgeber und beide Schriftleiter zustimmen. Ist dieses Vierergremium (zwei Herausgeber, zwei Schriftleiter) in der Beurteilung der Arbeit nicht gleicher Meinung, so ist die

Arbeit mit den vorliegenden Stellungnahmen zwei weiteren Herausgebern vorzulegen. In diesem Sechsergremium entscheidet die Mehrheit. Diese Regelung gilt auch für die Referate."

10. a. Herr RÖHRS erklärt seinen Rücktritt als Schriftleiter der Zeitschrift für Säugetierkunde. Er teilt mit, daß der Vorstand an seiner Stelle Herrn KRUSKA gebeten hat, in die Schriftleitung einzutreten, ferner, daß der Vorstand den Kreis der Herausgeber um die Herren FRICK und RÖHRS erweitert hat.
    b. Der Vorsitzende erläutert die neuen redaktionellen Richtlinien in der Zeitschrift. Er erklärt, daß der Verlag Abbildungs-Originale zwar zur Korrektur benötigt, sie danach aber dem Autor zurückgibt. Die engen Vorschriften für die Abfassung der „Abstracts" entsprechen den Richtlinien zur Aufnahme in das Referierwerk „Biological Abstracts". Herr RÖHRS bittet um Verbesserungsvorschläge zu den Richtlinien, die in einer späteren Neufassung berücksichtigt werden können. Die von einigen Mitgliedern kritisierte sofortige Anwendung der neuen Richtlinien ist notwendig, wenn die Zeitschrift gemeinsam mit einer neuen Titelgestaltung ab 1. 1. 1978 danach ausgerichtet sein soll. Die verlangte Kopie kann Abbildungen in beliebiger Reproduktionsweise (z. B. Xerokopien) enthalten.
    c. Der Vorsitzende weist auf den vom 20. bis 27. Juni 1978 in Brno, Tschechoslowakei, stattfindenden 2. Internationalen Theriologen-Kongreß hin.
    d. Die sowjetische Akademie der Wissenschaften möchte die Zeitschrift für Säugetierkunde gegen russische Literatur eintauschen. Dies ist nur privat möglich. Unterlagen beim Geschäftsführer.
    e. Herr HEMMER berichtet über die vom „Carnivore Research Institute Seattle" begründete neue Zeitschrift „Carnivore".
    f. Frau GRABERT-SCHLICHTING teilt mit, daß das Mitglied Dr. H. O. WAGNER, Bremen, verstorben ist.

Die Sitzung endet um 18.15 Uhr.

| Prof. Dr. M. RÖHRS | Prof. Dr. H.-J. KUHN | Prof. Dr. J. NIETHAMMER |
|---|---|---|
| 1. Vorsitzender | Geschäftsführer | Schriftführer |

# BUCHBESPRECHUNGEN

SEIFERT, S.; MÜLLER, P.: **Internationales Tigerzuchtbuch 1976.** Leipzig: Zool. Garten 1976. 142 S.

Das vom Leipziger Zoo veröffentlichte Zuchtbuch enthält alle registrierten Tiger der Unterarten *altaica* und *sumatrae* (Stand 31. 12. 1975). Es ist unerläßlich für alle mit der Tigerhaltung beschäftigten Institutionen, aber auch für jeden zoologisch Interessierten zu empfehlen. Denn es liefert einen überzeugenden Beweis der äußerst erfolgreichen Arbeit der Zoos für die Arterhaltung: bisher wurden von 53 Wildfängen des Sibirischen Tigers 1144 Nachzuchten und von 19 wilden Sumatratigern 208 Nachzuchten erzielt. J. LANGE, Stuttgart

HALDER, U.: **Ökologie und Verhalten des Banteng (Bos javanicus) in Java.** Eine Feldstudie. „Mammalia depicta" 10 (Beiheft Säugetierkunde). Hamburg und Berlin: Paul Parey 1976. 124 S., 85 Abb., 20 Tab., Kart. DM 54,–.

Als Heft 10 der Beihefte zu dieser Zeitschrift erschien von ULRICH HALDER eine Monographie über Ökologie und Verhalten des Banteng.

Die Darstellung basiert auf Felduntersuchungen in den Reservaten Udjung Kulon und Baluran auf Java in den Jahren 1969/70 und 1971. Wie bei vielen anderen Großwildarten, insbesondere den Wildrindern, handelt es sich hier um eine Dokumentation in letzter Minute. Durch direkte Verfolgung, noch mehr aber durch Zerstörung seiner Lebensgrundlagen durch den Menschen ist der Banteng ernsthaft in seinem Bestand bedroht. Nur durch gründliche Erarbeitung von Verhaltensmustern und ökologischen Ansprüchen und darauf aufbauend durch Festlegung und Durchsetzung sinnvoller Hegemaßnahmen wird seine Erhaltung möglich sein (der Bestand des Banteng in den beiden Reservaten wird auf weniger als jeweils 200 Tiere geschätzt).

Die Arbeit zeigt schwerpunktmäßig folgende Gliederung: Analyse der Habitate des Banteng in Java und der Ansprüche des Banteng an diesen Lebensraum; populationsdynamische Untersuchung des Bantengbestandes; inter- und intraspezifische Verhaltensweisen und Formen sozialer Kommunikation. Vorschläge zur Erhaltung des Banteng schließen die Arbeit ab.

W. SCHULTZ, Kiel

KRAUS, O.: **Zoologische Systematik in Mitteleuropa** (im Auftrage der Deutschen Zoologischen Gesellschaft). Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg 1. Hamburg und Berlin: Kommissionsverlag Paul Parey 1976. 259 pp., 2 Abb., kart., DM 30,–.

Laut Einleitung ist die zoologische Systematik in Mitteleuropa jetzt derart vernachlässigt, daß das Gesamtgebiet Zoologie dadurch behindert wird. In den skandinavischen Ländern haben sich die nationalen Forschungsförderungseinrichtungen zur Abhilfe in ähnlicher Lage zu einer Organisation NOS zusammengeschlossen, deren „Gutachten über die Zusammenarbeit auf dem Gebiet der Zootaxonomie in Nordwesteuropa" hier bekannt gemacht wird, weil seine Folgerungen und Empfehlungen auch für Mitteleuropa gültig sind. Im Anhang eine Liste der ökologischen Bereiche und Taxa, für die Spezialisten besonders dringend gesucht werden. Den Hauptteil bildet eine „Liste der Zootaxonomen in Mitteleuropa", in der nach Tiergruppen aufgeschlüsselt Bearbeiter aus Deutschland, Österreich und der Schweiz aufgeführt werden. Vermerkt ist ferner, ob sie regelmäßig oder gelegentlich publizieren, ob sie als Berufszoologe, Privatmann, Examenskandidat oder im Ruhestand wirken, ob sie zur Determination und/oder Beratung bereit sind. Ein Anschriftenverzeichnis mit dem Geburtsjahr folgt, in dem ein Hinweis auf die Seite im Tiergruppenverzeichnis vielleicht nützlicher gewesen wäre als im Index. Außer rezenten sind auch quartäre Tiere erfaßt. Grundlage sind nahezu 700 von den Spezialisten ausgefüllte Fragebögen. Das Verzeichnis führt 46 Kenner rezenter und 38 quartärer Säugetiere auf, die Lage ist hier also verhältnismäßig günstig. Über Auswahl, Abgrenzung und Erfassungsweise mag man geteilter Meinung sein. Die Zusammenstellung ist in jedem Fall eine unschätzbare Hilfe, wenn es gilt, Taxonomen für eine bestimmte Tiergruppe ausfindig zu machen, und dem Autor gebührt Dank für diese uneigennützige, mühevolle Arbeit. J. NIETHAMMER, Bonn

Immelmann, K.: **Einführung in die Verhaltensforschung.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1976. Pareys Studientexte 13, 221 S., 89 Abb., Balacron brosch. DM 28,—.

In den letzten Jahrzehnten ist die Verhaltensforschung zu einer vielbeachteten Forschungsdisziplin geworden, deren Ergebnisse und vor allen Dingen Theorien auch außerhalb der Zoologie intensiv diskutiert werden. Viele Tatsachen wurden erarbeitet, und sehr viele umfassende Erklärungen wurden versucht. Es ist daher sehr zu begrüßen, daß Immelmann mit der „Einführung in die Verhaltensforschung" versucht, Ordnung in die vielen Tatsachen, Begriffe und Theorien zu bringen. Zunächst werden Ziele, Methoden und die Teilgebiete der Verhaltensforschung dargestellt und die ethologischen Grundbegriffe erläutert. Es folgen Kapitel über die Außenreize, über die zeitliche und hierarchische Ordnung im Verhalten und die physiologischen Grundlagen. Weiterhin wurden die Themen behandelt: Verhaltensontogenese, Lernen, Sozialverhalten, Verhaltensgenetik und stammesgeschichtliche Entwicklung des Verhaltens.

Das Buch zeichnet sich aus durch straffe Gliederung, klare Sprache und eindeutige Begriffsbestimmungen. Diese „Einführung" ist allen zu empfehlen, die sich mit Verhaltensforschung auseinandersetzen und beschäftigen wollen. M. Röhrs, Hannover

Roberts, T. J.: **The Mammals of Pakistan.** London and Tonbridge: Ernest Benn Ltd. 1977. 361 S., 185 Abb., 4 Farbtaf., 118 Verbreitungsktn. £ 35,00.

Erstmals wird hier eine Säugetierfauna des heutigen Pakistans (früher: Westpakistan) vorgelegt, die alle dort bisher festgestellten Arten einschließlich der Wale in systematischer Folge behandelt. Die Artenkapitel sind in die Abschnitte Taxonomie, Beschreibung, Verbreitung und Biologie unterteilt, in den meisten Fällen durch Zeichnungen nach lebenden Tieren und Verbreitungskarten illustriert und oft durch Detailzeichnungen besonderer Merkmale ergänzt. Von den 152 aufgenommenen Arten sind 25 gegenüber einer 1961 von Siddiqui erstellten „Checklist" neu, wobei mit 15 Arten die Chiropteren den Löwenanteil stellen.

Pakistan ist faunistisch wegen der Vielgestaltigkeit seiner Habitate und wegen seiner Lage an der Grenze von paläarktischer und orientalischer Region besonders interessant. Orientalische Korridore bilden die Mangroven am Meer, das Industal mit seinen heute leider großenteils verschwundenen Uferwäldern, in denen bis zur Jahrhundertwende noch Tiger und Sumpfhirsch lebten, und die Himalaja-Hänge, an denen entlang wahrscheinlich noch im 16. Jahrhundert Panzernashörner bis an die afghanische Grenze vorkamen und wo heute Languren, Gleithörnchen, Moschusspitzmaus und Larvenroller als Beispiele orientalischer Säugetierarten genannt werden. Sie sind mit Trockengebieten bis hin zu Sandwüsten verzahnt, in denen *Capra-*, *Ovis-*, *Gazella-*Arten, Dipodiden und Gerbillinen dominieren, und umkränzt von Hochgebirgen, in denen mit der Zwergspitzmaus, zwei Murmeltieren, verschiedenen Wühlmäusen und dem Hermelin, um nur einige zu nennen, typisch paläarktische Elemente auftreten.

Zu den Stärken des Buches gehört es, daß der Autor, aus langjähriger persönlicher Erfahrung schöpfend, die Besonderheiten der Landesfauna anschaulich herauszuarbeiten verstanden hat. Obwohl er nicht als Fachzoologe, sondern als Liebhaberornithologe und Jäger Zugang zu den Säugetieren fand, könnte sein Buch durchaus von einem Fachmann stammen. Es stützt sich auf ein intensives Studium der vorhandenen Sammlungen und der Literatur und beschränkt sich in der Darstellung auf spezielle, möglichst im Lande erworbene Daten. Die Angaben über Verbreitung, Status und Biologie sind deshalb ganz besonders wertvoll. In der Taxonomie wird der gegenwärtige Wissensstand zutreffend wiedergegeben, und offene Fragen werden hervorgehoben.

Einige Schwächen: Die Kennzeichnung der Kleinsäuger in Zahn- und Schädelmorphologie ist häufig unzureichend, und Schädelmaße finden sich kaum. Zahnbilder sind mehrfach verzeichnet, so 77 D, *Nesokia* mit fälschlich 4 (statt 3) Lamellen an $M^1$, die Wühlmauszähne 79 mit nicht genügend alternierenden Schmelzschlingen, 68 mit zu weit vorgezogenem t2 am $M^1$ von *Rattus* und zu großen $M^2$ bei *Rattus* und *Cricetulus*. Die Karten geben gewöhnlich in verschiedenem Raster das belegte und das zusätzlich vermutete Vorkommen der betreffenden Art nur in Pakistan an, greifen aber in einigen Fällen auf Nachbarländer, so Afghanistan, über, ohne das dortige Areal voll abzudecken. Diese Inkonsequenz sollte im Text zumindest erwähnt, besser aber ganz vermieden werden.

Zum Glück betreffen die Beanstandungen Fragen, die sich anhand anderer Literatur unschwer klären lassen. Das Verdienst, eine erste wirklich umfassende Zusammenstellung mit zahlreichen wertvollen Originalangaben geschaffen zu haben, wird davon nicht berührt.

Eine Kennzeichnung des derzeitigen Status ist angesichts der rapide zunehmenden Gefährdung vieler Säugerarten in Pakistan als Grundlage ihres Schutzes dringend erforderlich. Von 1960 bis 1972 hat die menschliche Bevölkerung dort um 50 % zugenommen. Die um die Jahrhundertwende noch licht bewaldeten Berge am Khaiber-Paß tragen heute keinen Strauch mehr, der höher als 1 m ist. So sind heute eine Reihe von Großsäugern allenfalls noch Wechselwild wie Gepard, Onager, Rothirsch, Nilgau, Hirschziegenantilope und Marko-Polo-Schaf. Möge das Buch dazu beitragen, diese bedauerliche Entwicklung aufzuhalten.

J. Niethammer, Bonn

Orr, R. T.: **Das große Buch der Tierwanderung.** Motive — Orientierung — Verhalten. Aus dem Amerikanischen übersetzt von T. M. Höpfner. 216 S., 16 Bildtaf., 11 Abb. Düsseldorf-Köln: Eugen Diedrichs Verlag 1971. DM 32,—.

Der Verfasser, ein bekannter amerikanischer Zoologe, legt hier eine umfassende Übersicht über ein weite Kreise interessierendes, faszinierendes Naturphänomen vor, das vor allem in den letzten eineinhalb Jahrzehnten durch zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Tiergruppen eine vertiefende Bearbeitung erfahren hat. In 17 Kapiteln werden — bei aller Genauigkeit der Darstellung allgemein verständlich geschrieben und gut ins Deutsche übertragen — alle Seiten der Tierwanderung behandelt, einschließlich der Kausalfaktoren, Physiologie, Darstellung der Wanderzüge, Wanderzugmechanik, Orientierung, Beobachtungsverfahren, Gefahren der Wanderungen usw. Der Bogen der in den einzelnen Kapiteln immens zahlreichen referierten Beispiele erstreckt sich natürlich vor allem auf Vögel, Fische und marine Säugetiere, als die bestuntersuchten Gruppen, umfaßt aber auch Wirbellose, Amphibien, Reptilien, Chiropteren und einige andere Landsäugetierarten. Somit ergibt sich eine vergleichende Betrachtung der Tierwanderungen und ihrer Aspekte, die ihren besonderen Wert noch durch ein umfangreiches Literaturverzeichnis erhält, das zu den Quellen der Ergebnisse führt und das Buch als ein Nachschlagewerk ausweist, das in keiner zoologischen Bibliothek fehlen sollte.

L. Dittrich, Hannover

Drawer, K.; Ennulat, K. J. (Hrsg.): **Tierschutzpraxis.** Stuttgart — New York: Fischer 1977. 415 S., 84 Abb. DM 58,—.

Die Erörterung von Fragen, die das Verhältnis des Menschen zum Tier betreffen, wird auch heute noch meist durch einseitig emotionale Behandlungsweise erschwert. Die zunehmende Bedeutung der einschlägigen Probleme (Haustierhaltung, Labortiere, Wildschutz etc.) verlangt entschieden nach einer rationalen Diskussion aller Teilfragen. Dies setzt detaillierte Kenntnisse auf vielen Teilgebieten (Verhaltensforschung, Veterinärmedizin, Ökologie) voraus. Daher ist es sehr zu begrüßen, daß die Herausgeber gemeinsam mit 10 Autoren (zumeist Veterinärmediziner, 1 Jurist) das vorliegende Handbuch zusammengestellt haben, das als zuverlässiges Nachschlagewerk von großem Nutzen sein dürfte.

In 5 Hauptabschnitten werden folgende Themen eingehend behandelt: 1. Tierschutzorganisationen und -vereine — 2. Tierheime (Aufgaben, Einrichtung, Funktion, ethologische Aspekte besonders für die Unterbringung von Hunden und Katzen) — 3. Tierschutzgerechte Haltung von Tieren, gesondert nach Tierarten (hierbei ausführliche Darlegung des Problems der Batteriehaltung von Nutzgeflügel und ein Beitrag über tierschutzgerechte Haltung von Meeressäugetieren) — Der 4. Hauptabschnitt behandelt eine ganze Reihe differenter, tierschutzrelevanter Spezialfragen. Von diesen seien genannt: Schlachttierhaltung, Transport, Tiere in Zoohandlungen, Angelfischschutz, Wild- und Jagdschutz, Vogelschutz, Bestandsregulierung — 5. Als speziell rechtliche Themen werden besprochen Tierschutzgesetzgebung in Deutschland und im Ausland, Töten von Wirbeltieren, Nachnahmeversand von Tieren, Haltung in Mietwohnungen. Ein Anhang (100 S.) bringt eine Statistik der in der Bundesrepublik Deutschland gehaltenen Nutz- und Heimtiere und eine Zusammenstellung der derzeit gültigen Gesetze.

Die Darstellung ist in allen Beiträgen klar und gestrafft. Die Ausstattung des Werkes ist ausgezeichnet. Das Buch dürfte für alle, die mit Tierhaltung in irgendeiner Form zu tun haben, und für jeden, der sich mit Fragen des Tierschutzes und darüber hinaus des Naturschutzes befaßt, unentbehrlich sein.

D. Starck, Frankfurt/M.










SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
BOUND BY
HM

